Beitrag zur lokomotorischen Aktivität der Blindschleiche (Anguis fragilis L.) unter besonderer Berücksichtigung des Parietalorgans

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August-Universität
zu Göttingen

vorgelegt von
Dieter Palenschat
aus Berlin

Göttingen 1964

UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK
LEIDEN

Beitrag zur lokomotorischen Aktivität der Blindschleiche (Anguis fragilis L.) unter besonderer Berücksichtigung des Parietalorgans

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August-Universität
zu Göttingen

vorgelegt von
Dieter Palenschat
aus Berlin

Göttingen 1964

D 7

Referent: Prof. Dr. G. Birukow

Korreferent: Prof. Dr. P. Ax

Tag der mündlichen Prüfung: 28.2.1964

Inhalt

Einleitung

Methodik

Beobachtungen und Vorversuche

Befunde

Lokomotorische Aktivität im
1) 12:12 Std.LD-Weißlicht-Tag
2) LL-Weißlicht-Tag
3) Dauerdunkel
4) 12:12 Std.LD-Farblicht-Tag
5) farbigen Dauerlicht

Erörterung der Befunde

Zusammenfassung

Literaturverzeichnis

Anhang
1) Tabellen
2) Abbildungen

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41544314_0041

Einleitung

Seit der Entdeckung rhythmischer Vorgänge in biologischen Systemen bestand nicht nur der Wunsch, die zugrundeliegenden Reaktionsweisen an Modellvorstellungen zu klären (u.a. Bethe 1941; Bünning 1960: "Kippschwingungen"; v.Holst 1939: "Absolute und relative Koordination"; Pittendrigh und Bruce 1957, 1959: "Gekoppelte Oscillatoren"; Wever 1962, 1963: "Pendelkippschwingungen"), sondern auch die Primärprozesse zu orten. Wahrscheinlich ist das Oscillieren überhaupt eine grundlegende Erscheinung des Stoffwechsels. Wenig geklärt ist jedoch zur Zeit, auf welche Weise das Zentralnervensystem hochintegrierte Leistungen z.B. bei der "circadianen Organisation" eines Lebewesens (Halberg 1959) steuert. Die Existenz von "Schlaf-Wach-Zentren" (W.R. Hess 1954) oder von neurosekretorischen Zwischenhirnsystemen (Literatur bei Bargmann 1954) enthält indessen zwingende Hinweise darauf, daß gerade im Zwischenhirn gleichsam ein "zentrales Regulationssystem" zu suchen ist (Sterba 1963). Daher werden aus dem Dach des dritten Hirnventrikels entstehende Organe, die besonders bei Fischen, Amphibien und Sauropsiden morphologisch sehr vielgestaltig sind, auch von Physiologen immer stärker beachtet. Eines jener Organe stellt das Parietalorgan der Reptilien dar, das bei zahlreichen recenten Vertretern (Hatteria, Varanus, Iguana, Lacerta, Anguis und anderen) auch beim Alttier bemerkenswert gut ausgebildet ist. (Ältere Literatur bei Studnicka 1905, Nowikoff 1907 und 1910, Dendy 1911, Boveri 1925, v.Haffner 1953 und 1955, Trost 1952 und 1953, Steyn 1957, Eakin und Westfall 1959 und 1960).

Sieht man von einigen morphologischen Besonderheiten, sowie ohnehin bis heute umstrittenen entwicklungs- und stammesgeschichtlichen Deutungen ab (Friedrich-Freksa 1932, v.Haffner 1955), so ergibt sich folgendes allgemeine Bild:

Das Pinealorgan der Fische ist weithin mit der sogenannten Epiphyse identisch (Friedrich-Freksa 1932); bei Anuren verbindet es sich mittels einer Nervenbahn (Tractus pinealis HOLMGREN) mit der Epiphyse (Oksche 1952 und 1955). Der Nachweis, daß Stirnorganneurite, die die Epiphyse durchlaufen, direkt das Diencephalon (Commissura caudalis) erreichen, steht bislang zwar noch aus, doch möchte Oksche diese Möglichkeit verneinen. Völlig andere Verhältnisse kennzeichnen die Reptilien. Ein Nervus parietalis wächst zentripetal zur Commissura habenularis und stellt eine direkte Verbindung zum Zwischenhirn her, mit dem in einer zweiten Anlage auch die Epiphyse kommuniziert (Nowikoff 1907 und 1910, Trost 1952 und 1953, Eakin und Stebbins 1959).

Während die Morphologie und Histologie der Zwischen= hirnorgane gut bekannt sind, gibt es nur wenige Ansätze zur Klärung ihrer physiologischen Funktionen. Dem als Corpus pineale beschriebenen Organ der Säugetiere schreibt man z.B. Einflüsse auf die Entwicklung der Sexualfunktionen zu (Literatur vergleiche Engel und Bergmann 1952, Ariens Kappers 1963). Ähnlich äußern sich auch Clausen und Poris (1937) über das Parietalorgan von Eidechsen (Anolis carolinensis). Über das Scheitelauge einfallendes Licht soll die Geschlechtsreife hemmend beeinflussen, während die Gonadenreifung nach der Exstirpation verfrüht einsetzt. Clausen und Mofshin (1939) fanden ebenfalls an Anolis carolinensis einen erhöhten Sauerstoffbedarf in Licht aber auch in Dunkelheit bei Tieren, denen Hautlicht= sinn und Parietalorgane ausgeschaltet waren. Ihre Ergeb= nisse stützten die histologischen Befunde (Nowikoff 1907 und 1910, Trost 1953), wonach das Parietalorgan licht= empfindlich sein sollte, da die Pigmentwanderung seiner Retina durch Licht bzw. Dunkel beeinflußt wurde. Nach elektronenmikroskopischen Untersuchungen (Steyn 1959,

Eakin und Westfall 1959 und 1960) läßt sich die immerhin everse Parietalorgan-Retina mit einer aus Stäbchen aufgebauten inversen Lateralaugenretina vergleichen.

Sämtliche Versuche, dem Parietalorgan eine Augenfunktion im wahrsten Sinne des Wortes nachzuweisen, schlugen fehl (Stigler 1950, Roth und Braun 1958). Weiterhin wurden hormonale Sekretion (Steyn 1957, Kuhn 1960) und Thermorezeption (Stebbins und Eakin 1958) des Organs angenommen.

Stebbins und Eakin (1958 und 1960) schließen aus ihren Freilandversuchen an Eidechsen (Sceloporus occidentalis) mit und ohne Parietalektomie auf eine unterschiedliche Tagesperiodik. Tiere ohne funktionstüchtige Scheitelaugen zeigen erhöhte Aktivität und ein größeres "Sonnbedürfnis". Unterschiede in der Körpertemperatur traten im Gegensatz zur Pinealektomie (Entfernung der Epiphyse), die aktivitätsmindernd wirkte, nicht auf. Eine Steigerung der lokomotorischen Aktivität beobachtete auch Glaser (1958), wenn er bei Nachteidechsen (Xantusia vigilis) das Parietalorgan beschattete und die Tiere dann längere Zeit einem Lichtwechsel aussetzte.

Ein weiterer Funktionsbefund zeichnete sich erst in allerjüngster Zeit ab. Dodt und Heerd (1962) gelang es, an adulten Rana temporaria und R. esculenta Pinealnervenimpulse abzuleiten und ein "reversibles Ultraviolett-Blaugrün-Reaktionssystem" zu finden (Dodt 1963). Die Spontanaktivität im Pinealnerven des Frosches wird im ultravioletten Bereich gehemmt und im blaugrünen erhöht. Dabei geht das System von einem stabilen Zustand in einen anderen über, der nur durch erneute entsprechende Belichtung umgekehrt werden kann. Dodt verweist auch auf ähnliche Phänomene bei Pflanzen. Baumann (1962) spezifizierte die

Befunde, indem er für spektrale Reize unterhalb 425 nm hyperpolarisierende, für Reize oberhalb 520 nm depolarisierende Potentiale, im Wellenlängenbereich von 435 bis 517 nm jedoch beide Formen im ERG fand. Demzufolge nimmt auch Weißlicht eine Sonderstellung ein; da aber die ultraviolette Komponente des Reaktionssystems wesentlich empfindlicher ist, wirkt auch weißes Licht vorwiegend erregungshemmend. Miller und Wolbarsht (1962) fanden dagegen bei Anolis carolinensis, daß das ERG und die Spike-Entladungen des Parietalauges von der Intensität des Weißlichtes abhängen; Rot und Infrarot beeinflußten das ERG nicht.

Angesichts dieser Befunde erschien es verlockend, den Einfluß des Parietalorgans auf die tagesperiodische lokomotorische Aktivität genauer zu untersuchen. Unter Berücksichtigung der für die lokomotorische Aktivität geltenden Parameter (Aschoff 1962 und 1963) sollten Laboratoriumsexperimente unter sonst konstanten Bedingungen bei verschiedenen Bestrahlungsstärken ausgeführt werden. Als Versuchstier wurde die Blindschleiche (Anguis fragilis L.) gewählt. Sie besitzt ein funktionstüchtiges Parietalorgan und einen auch für das Alttier nachgewiesenen Nervus parietalis (Nowikoff 1907 und 1910, Trost 1953). Die Retinae ihrer Lateralaugen weisen nur Zapfen auf (Walls 1934, Vilter 1949), was für Farblichtversuche besonders vorteilhaft ist.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. G. Birukow danke ich herzlichst für die Überlassung des Themas und stete Anteilnahme.

Methodik

Die Blindschleichen fing ich teils in der Umgebung Göttingens, teils bezog ich sie aus dem Fachhandel. In kleinen Terrarien (30 x 60 cm) wurden sie, bis zu vier Tieren gemeinsam, unter künstlicher Beleuchtung (60 W-Wolframlampe), zwischen Moos und Erde gehalten. Zweimal wöchentlich verfütterte ich lebende Regenwürmer und Nackt=schnecken, in der kalten Jahreszeit auch Stückchen von Rinderleber und -niere, die mittels einer Pinzette vor den Tieren hin- und herbewegt wurden. In unregelmäßigen Abständen setzte ich die Tiere der UV-Strahlung einer kleinen Quarzlampe aus. Offensichtlich fühlten sich die Tiere wohl, da weder Krankheiten, noch Häutungs- oder Fütterungsschwierigkeiten auftraten.

Die lokomotorische Aktivität der Tiere wurde mit Ring=wippen gemessen (Abb. 1 und Abb. 2), die einzeln oder auch zu vieren vereint in Klimakammern standen; die Tiere konnten jedoch einander niemals sehen. Jede Ringwippe (Abb. 2) bestand aus einer schaumgummigelagerten (Sg), kreisrunden Unterplatte (Up), auf der eine im Zentrum auf einer Nadel gelagerte Oberplatte (Op) wippen konnte. Auf der Ober=platte war ein runder, d. h. endloser Laufgang (Lg) aus Blech abgeteilt, der nach oben durch grobes Nylongewebe verschlossen war und außer dem Versuchstier drei symmetrisch angeordnete Trinkgefäße (Tg) enthielt. In der Oberplatte steckten Kontaktstifte (Ks), die beim Wippen auf Kontakt=plättchen (Kp) der Unterplatte schlugen. Jeder zweite Kontaktstift war durch einen Draht leitend mit der Zentral=lagerung der Oberplatte verbunden. Ebenso standen die Kon=taktplättchen der Unterplatte miteinander in Verbindung. An die Endstellen sowohl der Kontaktstifte als auch der Kontakt=plättchen waren die Pole eines 12 V-Gleichstromkreises ge=legt, in dem sich außerdem ein Relais von 500 Ohm mit Tinten=

schreibarm befand. Damit die gesamte Apparatur nicht in Rotation geriet, steckte in der Oberplatte noch ein Arettierstift (As), der in eine weite Bohrung der Unterplatte faßte.

Bei Inaktivität des Tieres ruhte der obere Teil der Wippe auf drei Punkten, dem Zentrum und je zwei Kontaktstiften der Peripherie; bewegte es sich, so kippte das Laufgestell über den entsprechenden peripheren Kontaktstift auf den nächst folgenden, wobei der Strom jedes zweite Mal unterbrochen wurde und das Relais ansprach. Geschrieben wurde mit Tinte auf ein endloses Papierband, dem pro Minute ein Vorschub von einem Millimeter durch einen motorgetriebenen Kymographen gegeben wurde. Als Maß der Aktivität diente die Anzahl der vom Relais aufgezeichneten Striche (Stromunterbrechungen), die im folgenden als Aktivitätseinheiten (AE) bezeichnet werden.

Die Klimakammern waren isolierte Holzschränke von 90 x 70 x 60 cm mit automatischer Temperatur- und Feuchtigkeitsregulierung. Die Schwankungen der Temperatur betrugen $\pm$ 0,5°C, die der Feuchtigkeit $\pm$ 5% der relativen Feuchte.

Für alle "Weißlicht"-Versuche verwendete ich eingebrannte Leuchtstofflampen (Osram L 40 W / 15), die innerhalb der Klimakammern befestigt und deren Strahlungsflüsse durch vorgeschaltete Blenden veränderlich waren. Unmittelbar vor den Blenden befand sich ein Mattpapier, das als sekundärer Strahler wirkte. Abb. 3a zeigt die relativen Strahldichten der Leuchtstofflampen.

"Violettlicht" (Strahlung mit Wellenlängen von 300 bis 420 nm) spendete eine "Schwarzlicht-Leuchtstofflampe" (Philips TL 20 W / 08), die direkt in der Klimakammer strahlte.

"Grünlicht" (Strahlung mit Wellenlängen von 480 bis 610 nm) stand durch Kombination der Farbfiltergläser BG 18 und GG 14 (Schott & GEN.) mit vorgelegtem Mattpapier und einer 40 W-Glühlampe zur Verfügung.

"Rotlicht" (Strahlung mit Wellenlängen von 620 bis 730 nm) erzeugte ich durch Kombination des Farbfilterglases RG 2 mit vorgelegtem Mattpapier und einer Leuchtstofflampe (Osram L 40 W / 15). Außerdem verwendete ich ein "Rot- und Infrarotlicht" (Wellenlängen von 620 bis ca 3000 nm) durch Kombination des Farbfilterglases RG 2 mit vorgelegtem Mattpapier und einer 40 W-Glühlampe.

Die räumliche Aufstellung der Ringwippen bedingte unterschiedliche Bestrahlungsstärken, die mit Photoelement, Thermoelement und Spiegelgalvanometer, nach entsprechender Berücksichtigung des spektralen Korrekturfaktors, bestimmt wurden und in den einzelnen Versuchen angegeben sind. Die relativen Strahldichten der Farblichtstrahler zeigt die Abb. 3b.

Die elektrische Registrierung der lokomotorischen Aktivität gestattete es, Versuchskammer und Registriereinrichtung räumlich voneinander zu trennen, so daß die Blindschleichen während des Versuches völlig ungestört blieben, jedoch durch ein kleines Glasfenster beobachtet werden konnten. Dauerten die Versuche bis zu 14 Tagen an, so erhielten die Tiere kein Futter; bei längerer Versuchsdauer fütterte ich im Abstand von zwei Wochen, niemals aber während der Registrierung. Alle Tiere wurden zu Beginn eines Versuches gut gefüttert, um möglichst gleiche physiologische Ausgangsbedingungen zu schaffen. Ich verwendete nur erwachsene Tiere; häutungswillige Exemplare und trächtige Weibchen blieben unberücksichtigt. Die Versuche wurden abends gegen 22 Uhr MEZ angesetzt.

Das Parietalorgan schaltete ich aus, indem ich den Tieren ein kleines Kunststoffpflaster daraufklebte und es dann mit einem acetonlöslichen schwarzen Lack überstrich (Randlack, wie er in der mikroskopischen Technik Verwendung findet).

Zur Blendung nähte ich den leicht ätherbetäubten Tieren die Augenlider zusammen und überzog sie anschließend mit dem schwarzen Lack. Die Operationen wurden immer drei bis sechs Stunden vor Versuchsbeginn vorgenommen. Alle Eingriffe waren reversibel, um dieselben Echsen wieder unter anderen Versuchsbedingungen prüfen zu können.

Blindschleichen mit funktionstüchtigen Lateralaugen und Parietalorganen werden hinfort als normale Tiere ("N-Tiere") bezeichnet; Versuchstiere mit beschattetem Parietalorgan, jedoch funktionierenden Lateralaugen als parietalorganlose Tiere ("P-Tiere"), geblendete Tiere mit funktionstüchtigem Parietalorgan als lateralaugenlose Tiere ("L-Tiere"). Blindschleichen mit vernähten Lateralaugen und beschattetem Parietalorgan heißen "PL-Tiere".

Um die Auswertung zu vereinfachen, werden einige Symbole und Abkürzungen, weitgehend in Anlehnung an bereits in der Literatur gebräuchliche (vergl. Aschoff 1962) eingeführt. A bezeichnet die tägliche lokomotorische Aktivität, d.h. die Aktivitätsleistung pro 24 Stunden in Aktivitätseinheiten (AE = Registrierstriche der Aufzeichnung); A' ihren nur für die Hellphase des Zeitgebers geltenden Anteil. Alle über mehrere Tage gemittelten Werte werden mit einem $\bar{}$ gekennzeichnet (z.B. $\bar{A}$ und $\bar{A}'$). Der Quotient aus Helligkeitsaktivität durch Dunkelaktivität lautet Q. Es gilt also:

$$Q = \frac{A'}{A - A'} \quad .$$

Sinngemäß sind auch die Zeitmaße gewählt: α ist die täg-

liche Zeiteinheit, in der lokomotorische Aktivität stattfindet. Ebenso wie bei Aschoff werden nur Stundenwerte berücksichtigt, die mindestens 5% des $\bar{A}$-Wertes erreichen. Die Ruhezeit heißt ρ; α und ρ ergänzen sich zur Periodenlänge τ. Außerdem wird der Quotient α/ρ benutzt.

Strahlungen verschiedener spektraler Zusammensetzungen sind miteinander vergleichbar, wenn das energetische Maßsystem benutzt wird. Die Benennungen entsprechen den Empfehlungen von Reeb (1962): $\bar{E}_e$ bedeutet also die während der Zeit und über die Fläche gemittelte Bestrahlungsstärke, die durch den Strahlungsfluß Φ_e verursacht wird.

Ein 24-stündiger Tag mit einem Zeitgeber von 12 Stunden Hellzeit und 12 Stunden Dunkelheit wird 12:12 Std. LD-Tag geschrieben, fortwährende Helligkeit (Dauerhell) LL-Tag und andauernde Dunkelheit (Dauerdunkel) DD-Tag.

Die Ergebnisse gewinnen an Aussagewert, wenn sie statistisch gesichert werden können. Da die Versuchsgruppen klein waren, entschied ich mich für ein dem t-Test äquivalentes, verteilungsfreies "Kleinst-Stichprobenverfahren". Lienert (1962) beschreibt einen von Fisher und Pitman entwickelten Test, bei dem die Wahrscheinlichkeit p für einseitige Fragestellung nach folgender Formel errechnet wird:

$$p = \frac{- Z}{\binom{N_1+N_2}{N_1}} \quad .$$

Es bedeuten: N_1 und N_2 die Größen zweier unabhängiger Stichproben, wobei $N_1 < N_2$ ist. Z ist die Anzahl der Summen der Stichprobeneinzelwerte, die das Intervall zwischen einer extremen Summe und der von N_1 beobachteten Summe bilden. Bei zweiseitiger Fragestellung verdoppelt sich der p-Wert.

Statistisch behandelt wurden nur die Originalwerte der lokomotorischen Aktivität in Aktivitätseinheiten ($\bar{A}$-Werte), dagegen nicht die Zeitwerte ($\bar{\alpha}$-Werte), da sie durch die 5%-Schwelle vorbelastet sind. Für die von 24 Stunden abweichenden Periodenlängen unter Dauerbedingungen gilt das gleiche. Die z.Z. gebräuchlichen Verfahren, wie das Aufsuchen von Schwerpunkten und das Ziehen von Leitlinien enthalten subjektive Momente, die übermäßigen Anforderungen an die Genauigkeit entgegenstehen. Die Originalwerte dieser Arbeit sollen deshalb zu einem späteren Zeitpunkte nach dem von Blume (1943) vorgeschlagenen Verfahren mathematisch analysiert werden. Vorerst zeichnete ich die Aktogramme untereinander und bestimmte die Mitten der Aktivitätsphasen sowie die zugehörigen Uhrzeiten; aus den zeitlichen Differenzen ergaben sich die τ-Werte.

Beobachtungen und Vorversuche

Im Terrarium mit einem 12:12 Std. Hell-Dunkel-Wechsel, Hellphase von 7 bis 19 Uhr MEZ, wanderten die Blindschleichen morgens regelmäßig umher und nahmen Nahrung auf; nachmittags besuchten sie gelegentlich "Sonnenplätze" unter der Lichtquelle. Das Verhalten bei der Nahrungssuche ließ sich durch Veränderung des Feuchtigkeitsgrades innerhalb des Terrariums modifizieren: Bei hoher relativer Feuchte durchwühlten die Tiere sehr intensiv das ganze Terrarium, bei niedriger dagegen kamen sie nur für kurze Zeit aus ihrem Unterschlupf unter der Bodenoberfläche hervor, was die älteren Angaben von Brehm (1922) durchaus bestätigt. 80% relativer Feuchte schienen optimal zu sein, höhere Prozentgehalte begünstigten Häutungsschwierigkeiten und verursachten Hautblasen.

In einer Temperaturorgel nach Herter ergab sich für die erwachsenen Tiere eine Vorzugstemperatur von 25°C, also etwas niedriger als die von Herter (1960) mit 28,4°C angegebene.

Trotz der Haltung im geschlossenen Raum bei Zimmertemperatur wurden die Echsen in den Monaten Dezember und Januar sehr träge, einen echten Winterschlaf hielten sie jedoch nicht. Diese Monate blieben daher versuchsfrei.

Aus den Beobachtungen und Vorversuchen ergaben sich folgende Daten für die Hauptversuche:

Versuchstemperatur 25° C
relative Luftfeuchte 80 %
Hellzeit (in 12:12 Std-LD-Tagen) 7 - 19 Uhr MEZ.

Befunde

1) Lokomotorische Aktivität im 12:12 Std.LD-Weißlicht-Tag

a)

Im 12:12 Std.LD-Tag mit einer mittleren Bestrahlungsstärke von 0,04 $\mu W/cm^2$ wurden nur je zwei N- und P-Tiere geprüft. Daher sind die Ergebnisse unsicher. Die N-Tiere waren mit dem Zeitgeber schwach synchronisiert, ihre Bewegungsschübe verlagerten sich zum Teil in die Dunkelzeit, wobei sie sehr sprunghaft auftraten und möglicherweise Periodenverkürzungen überdeckten. Die P-Tiere waren völlig unsynchronisiert zu sämtlichen Tageszeiten aktiv. Aus der Abb. 4 geht hervor, daß die Versuche wohl zu früh abgebrochen wurden. Die mittleren täglichen Aktivitätswerte mit 67 AE bei N-Tieren bzw. 50 bei P-Tieren dürften demnach eher zu niedrig als zu hoch liegen. Das α/ρ-Verhältnis der N-Tiere (0,36) unterscheidet sich nicht von dem der P-Tiere (0,32). Das gleiche gilt für das Q-Verhältnis (0,86 bei N-Tieren und 0,68 bei P-Tieren).

b)

Setzte ich die Versuchstiere einer Bestrahlungsstärke von 0,5 $\mu W/cm^2$ aus, so machte sich eine starke Hemmung der Aktivität bemerkbar. Besonders die P-Tiere lösten ihre aktiven Phasen in einzelne Schübe auf, erreichten niedrige Stundenwerte und "drifteten" während der Hellphase, wobei sie anschließend ihre circadiane Periode verkürzten. Unter acht Tieren stellten zwei am achten und zehnten Versuchstage ihre Aktivität völlig ein. Bei N-Tieren waren zwar die Bewegungsschübe einheitlicher, sie traten jedoch jeweils in den "Morgen-" und "Abendstunden" auf, wodurch das typische Muster eines Bigeminus entstand. Aus der Abb. 5 geht hervor, daß ihre täglichen Aktivitätsmengen etwas größer als bei P-Tieren waren; statistisch ließ sich dieser Unterschied nicht sichern. Während das Q-Verhältnis der N-Tiere mit 1,05 ausgeglichen war, lag das der P-Tiere bei 2,25.

c)

Bei einer Bestrahlungsstärke von 4 $\mu W/cm^2$ waren die N-Tiere gut in Phase mit dem Zeitgeber; gelegentlich erstreckten sich kleinere Aktivitätsschübe in die Hell= zeit hinein. Die maximalen Stundenwerte lagen über denen des vorhergehenden Versuches. Auch die P-Tiere zeigten auffallend gute Synchronisation mit dem Zeitgeber. Die Summation über 42 Perioden (6 Tiere) läßt deutlich noch ein zweites Maximum zur Zeit des Hell-Dunkel-Wechsels er= kennen. Die täglichen Aktivitätsschwankungen zeigt Abb. 6. Die mittleren Aktivitätswerte der N- und P-Tiere lassen sich nicht statistisch voneinander trennen; ebenso stimmen auch die α/ρ-Verhältnisse der N-Tiere (0,30) und der P-Tiere (0,28) überein. L-Tiere zeigten dagegen deutliche "Lichtan"- und "Lichtaus"-Effekte; diese Aktivitätsschübe waren jedoch durchweg von kurzer Dauer und geringer Amplitude.

d)

In einer weiteren Versuchsreihe wurde den Echsen eine Bestrahlungsstärke von 30 $\mu W/cm^2$ geboten. Die N-Tiere waren derart stark mit dem Zeitgeber synchronisiert, daß bei Sum= mation der jeweiligen Stundenwerte über 68 Perioden (5 Tiere) ein fast monophasisches Muster entstand mit einem sehr kleinen Aktivitätsschub nach "Lichtaus", der aber in den meisten Perioden sogar unterblieb. Die höchsten Stundenwerte lagen wieder nach "Lichtan". Inter- und intraindividuelle Unterschiede traten kaum mehr in Erscheinung, abgesehen von den absolut geäußerten Aktivitätsmengen, deren Mittelwert 116 AE beträgt. Diese erhöhte lokomotorische Aktivität wurde in 6,1 Std. geleistet. Q = 2,7.

P-Tiere verfielen unter dieser Beleuchtung in dauernde Unruhe. Kleine und große Bewegungsschübe wechselten an= scheinend ohne Regel, nur durch geringe Ruhepausen unter= brochen, miteinander ab. Es war unmöglich ein Muster zu erkennen oder gar äquivalente Punkte zu unterscheiden. Die

Stundenwerte waren im allgemeinen niedriger als die höchsten der N-Tiere. Unter Anwendung der 5 %-Schwelle läßt sich ein $\tilde{\alpha}$-Wert von 7,6 Std. errechnen. Das α/ρ - Verhältnis der P-Tiere (0,46) unterscheidet sich von dem der N-Tiere (0,34). Das Q-Verhältnis von 0,95 läßt vermuten, daß keine Zuordnung zum Zeitgeber bestand. Der interindividuell sehr schwankende A-Wert beträgt im Mittel 169 AE. Zum Vergleich sind in Abb. 7 wieder die Aktivitäts=mengen gegen die einzelnen Versuchstage aufgetragen: P-Tiere zeigen nach einem absoluten Minimum am 3. Tag einen starken Anstieg der lokomotorischen Aktivität bis zum 12. Versuchstag, dem sich ein zwei- bis dreitägiger Rhythmus überlagert. Auf diese Phase der Hyperaktivität folgt ein Ausgleich, in dem sich die täglich geleistete Aktivität der P-Tiere jener der N-Tiere angleicht. Alle hier mitgeteilten Befunde beziehen sich nur auf die Phase gesteigerter Aktivität.

Als sehr variabel erwiesen sich die Aktivitätsäußerungen der L-Tiere. Einzelne, deutlich gegeneinander abgegrenzte Schübe fielen besonders in die Dunkelzeit, erreichten jedoch zum Teil in der ersten Stunde nach dem Intensitätswechsel des Zeitgebers ihren absoluten Höhepunkt. Das Q-Verhältnis nimmt daher den Wert 1,02 an.

e)

Als letzte Bestrahlungsstärke des Weißlichtes wurde 65 $\mu W/cm^2$ gewählt. Die Blindschleichen zeigten normaler=weise Aktivitätsschübe, die um den Wechsel "Dunkel zu Hell" pendelten. Der Beginn eines jeden von ihnen war sehr variabel, ebenso sein Ende. Der höchste Aktivitätswert pro Stunde trat im allgemeinen ein bis zwei Stunden nach "Lichtan" ein. Des öfteren gab es kleinere Aktivitätsäußerun=gen zu anderen Tageszeiten, deren Amplitude aber selten größer als nach "Lichtan" war. Von fünf N-Tieren wurde eine mittlere tägliche Aktivitätsmenge zu 53 AE bestimmt, die in durchschnittlich 6,3 Std. geleistet wurde. 3,4 Std. der gesamten Aktivitätszeit entfielen auf die Hellphase. Das Q-Verhältnis betrug 1,4.

Bei P-Tieren änderte sich das Bild: Hier traten häufig Lokomotionsschübe zu sämtlichen Tageszeiten auf, besonders aber in der Hellphase. Im Gegensatz zu den N-Tieren lagen ihre maximalen Stundenwerte unregelmäßig. Die mittlere tägliche Aktivität wurde zu 61 AE bestimmt, ihre Dauer mit 6,9 Std. Das Q-Verhältnis von 2,1 liegt wesentlich höher als bei N-Tieren, da 4,6 Std. der Bewegung auf die Hellzeit entfielen. Im α/ρ-Verhältnis wiesen die Tiere kaum Unterschiede auf (0,36 bei N-Tieren und 0,41 bei P-Tieren). Einen Vergleich der täglichen Aktivitätsmengen der N- und P-Tiere stellt Abb. 8 dar.

Die Abb. 9 und 10 geben die Aktivitätsmuster der Tagesperiodik im 12:12 Std.LD-Weißlicht-Tag für N-, P- und L-Tiere wieder. L-Tiere wurden nur in zwei Lichtintensitäten geprüft. Abb. 11a,b faßt die Befunde für die N-Tiere, Abb. 12a,b für die P-Tiere zusammen, wobei die Ä-Werte und die α/ρ-Verhältnisse gegen den log der Bestrahlungsstärke aufgetragen sind. Außerdem sind die Werte für N- und P-Tiere auch in der Abb. 22a,b enthalten, in Abb. 23 die Q-Verhältnisse. Eine Übersicht über die jeweiligen Gruppen-Mittelwerte gibt Tab. 1; die statistischen Wahrscheinlichkeiten sind der Tab. 2 zu entnehmen.

2) Lokomotorische Aktivität im LL-Weißlicht-Tag

Die Tiere gelangten immer anschließend an einen ein= wöchigen Aufenthalt im 12:12 Std.LD-Tag der betreffenden Lichtintensität ins Dauerlicht.

a)

Bei 0,04 $\mu W/cm^2$ untersuchte ich zwei N- und zwei P-Tiere. Beide Gruppen verhielten sich völlig identisch in Bezug auf das zweigipfelige Muster und die Periodenlängen, die von 20,3 bis 23,2 Std. schwankten.

b)

Nach Erhöhung der Bestrahlungsstärke auf 0,5 $\mu W/cm^2$ verminderte sich die Periodenlänge bei vier N-Tieren, im Gruppenmittel auf 19,9 Std. Auch beim Einzeltier traten jetzt große Schwankungen des täglichen T-Wertes auf, wie Abb. 13 als Beispiel belegt. Die Aktivitätsphasen waren stark in Schübe aufgelöst, dabei tendierte das Muster un= verkennbar zum Bigeminus. Von sechs P-Tieren lieferten nur zwei Ergebnisse; ihre Perioden waren kürzer, die Muster monophasisch.

c)

Die Versuche bei einem Dauerhell von 4 $\mu W/cm^2$ verliefen wenig befriedigend. Von acht P-Tieren ließ sich nur ein einziges auswerten, die übrigen stellten in der Zeit vom ersten bis zum dritten Versuchstage die Lokomotion plötzlich ein. Anscheinend ist es eine Eigenart der P-Tiere, daß sie in allen Versuchen nach dem Zusammenbruch der lokomotorischen Aktivität völlig inaktiv werden. Die vier getesteten N-Tiere zeigten dagegen eine recht regelmäßige tägliche Perioden= länge, im Mittel waren es 18,5 Stunden. Die interindivi= duellen Unterschiede waren bei allen diesen Versuchen be= trächtlich (Tab. 3). Abb. 14 zeigt beispielsweise die Spontanperiodik eines N-Tieres während acht Tagen. Auch

hier scheint das Aktivitätsmuster vorwiegend monophasisch zu sein.

d)

Unter den sechs P-Tieren im Dauerhell von 30 $\mu W/cm^2$ Weißlicht trat bei keinem eine Spontanfrequenz auf. Spätestens nach 65 Stunden hatten die Versuchstiere ihre Aktivität eingestellt; vorher äußerten sie unregelmäßige Schübe oder waren dauernd aktiv. Vier N-Tiere zeigten hingegen sehr kurze Periodenlängen, im Mittel von 17,8 Stunden. Das Muster eines Schubes war vorwiegend eingipflig. Die absolute Amplitude variierte zwar sehr stark, jedoch grenzten große Ruhezeiten die einzelnen Schübe gegeneinander ab.

e)

Im Dauerlicht von 65 $\mu W/cm^2$ prüfte ich zwei N-Tiere und sechs P-Tiere. Ein P-Tier hatte eine auswertbare Periodik, die weiteren fünf stellten ihre Aktivität zwischen dem dritten und fünften Versuchstage vollkommen ein. Zum Teil verringerten sich die Amplituden von Schub zu Schub, manchmal brach die Aktivität, nachdem eine Rhythmik begonnen hatte, plötzlich ab, zuweilen war überhaupt keine Periodik erkennbar. Die Aktivitätsschübe des P-Tieres und der beiden N-Tiere waren meist zweigipflig und unterschieden sich sonst nicht voneinander.

Die mittleren Periodenlängen aller Versuchstiere sind in den Abb. 11c und 12c enthalten. Gruppenmittelwerte und Varianzbereiche sind der Tab. 3 zu entnehmen. Ein Vergleich der $\bar{A}$-Werte und der α/ρ-Verhältnisse war wegen der geringen Anzahl von P-Tieren nicht möglich. Von 28 Versuchen mit P-Tieren ließen sich immerhin nur sechs auswerten; dabei wurden nur Versuche berücksichtigt, in denen eine Rhythmik mindestens über sieben Perioden fortdauerte.

3) Lokomotorische Aktivität im Dauerdunkel

Bevor die Blindschleichen in Dauerdunkel kamen, verbrachten sie eine Woche im 12:12 Std.LD-Weißlicht-Tag bei 4 $\mu W/cm^2$ oder 65 $\mu W/cm^2$. Die Befunde sind sehr uneinheitlich und enthalten alle nur denkbaren Möglichkeiten, von der Einstellung der Spontanaktivität bis zu geordneten periodischen Schüben, deren Periode jedoch niemals länger als 24 Stunden war. Mittelwerte sind angesichts dieser Variabilität kaum sinnvoll. Von sieben N-Tieren stellte ein Tier nach fünf Tagen die Aktivität ein, während die übrigen Periodenlängen von 18,6 bis 23,4 Stunden erkennen ließen. Die Amplitude ihrer Schübe war ebenfalls sehr variabel, ein Muster nicht immer erkennbar; es traten sowohl mono- als auch polyphasische Muster auf. Ähnlich verhielten sich fünf P-Tiere, von denen drei die Aktivität einstellten, zwei aber Spontanperioden von 19,3 und 20,7 Stunden aufwiesen.

4) Lokomotorische Aktivität im 12:12 Std.LD-Farblicht-Tag

Die Versuche im LD-Weißlicht-Tag und im Weißlicht-Dauerhell ergeben zwar Unterschiede im Verhalten der P- und N-Tiere, die sich sogar statistisch belegen lassen, jedoch ist das Gesamtbild uneinheitlich und besonders hinsichtlich der Intensitätsabhängigkeit schwer zu deuten. Ich vermutete, daß der retinalen Absorption (vgl. "energetische Anteile der Sehbahn" nach Hollwich 1948) eine Bedeutung zukäme; daher schienen Versuche mit Strahlungen verschiedener spektraler Zusammensetzung angebracht. Daß solche Experimente dringend notwendig waren, zeigten später die inzwischen veröffentlichten elektrophysiologischen Befunde (Dodt und Heerd 1962, Baumann 1962, Miller und Wolbarsht 1962, Dodt 1963a und 1963b). Aus technischen Gründen ließen sich die Versuche nur bei einer Bestrahlungsstärke im Violett-, Grün- und Rotlicht durchführen.

a) Violettlicht

Im 12:12 Std.LD-Violettlicht-Tag von einer mittleren Bestrahlungsstärke E_e = 7 $\mu W/cm^2$ waren von acht N-Tieren nur sieben gut mit dem Zeitgeber synchronisiert; ein Tier verkürzte geringfügig seine Periode. Die Aktivität verlief monophasisch, meistens jedoch zeitlich sehr gedehnt, so daß scharfe Aktivitätsspitzen nur selten zustande kamen. $\bar{\alpha}$ = 5,9 Stunden, α/ρ = 0,33.

Die acht geprüften P-Tiere zeigten dagegen niemals eine feste Phasenbeziehung zum Zeitgeber. Mit spontanen Perioden= längen von 19,4 bis 22,1 Stunden lagen sie im Varianzbereich der im Dauerdunkel beobachteten Spontanfrequenzen. Die Akti= vität hielt durchschnittlich während 4,3 Stunden an, mitunter war sie allerdings nur angedeutet oder aufgesplittert. α/ρ = 0,22. In Abb. 15 sind als Beispiele die Aktogramme des 4. bis 11. Versuchstages von je einem N-, P- und L-Tier im Violettlicht dargestellt. Besonders auffällig ist die Aktivitätsverteilung bei L-Tieren: Das Maximum verlagert sich offenbar nach rechts (Periodenverlängerung ?), jedoch ist das Muster allgemein variabel. Der Q-Wert von 1,75 läßt noch einen Einfluß des Zeitgebers vermuten.

Wesentliche Unterschiede ergaben sich beim Vergleich der $\bar{A}$-Werte: 95 AE der N-Tiere sind gegen 35 AE der P-Tiere statistisch hoch gesichert. Abb. 16 gibt die tägliche Akti= vität aufeinanderfolgender Versuchstage wieder. In beiden Kurvenzügen pendelt sich die tägliche Aktivität von einem Höchstwert zu Beginn auf einen stabileren Zustand ein. Dieser wird bei P-Tieren bereits am sechsten Versuchstag, bei N-Tieren erst später (etwa am 16. Versuchstag) erreicht. Auffallend sind hier zwei- bis dreitägige Überlagerungsrhythmen, ähn= lich wie bei den P-Tieren im 12:12 Std.LD-Tag bei 30 $\mu W/cm^2$ Weißlicht (Abb. 7).

b) Grünlicht

Ein gänzlich anderes Verhalten resultierte im 12:12 Std. LD-Grünlicht-Tag von einer mittleren Bestrahlungsstärke E_e = 0,8 $\mu W/cm^2$. Von fünf geprüften N-Tieren zeigte keines eine feste Kopplung an den Zeitgeber. Die täglichen Aktivitätsschübe drifteten innerhalb der Hellphase, wobei die Periode während mehrerer Tage sich verkürzte, dann aber wieder länger wurde; jedes Tier verhielt sich individuell verschieden. Das vorhandene Versuchsmaterial erlaubt daher noch keine allgemeingültigen Schlüsse. Wie Abb. 17 z.B. zeigt, ist eine Periodenänderung mindestens über drei Tage nachweisbar. Gerät die tägliche Aktivität in die Dunkelphase des Zeitgebers, so wird regelmäßig die Periode solange verkürzt bis die Lichtbedingungen abermals eine Verlängerung induzieren. Daher spielt sich der größte Teil der Aktivität in der Hellzeit ab (Q = 2,18). Die mittlere Aktivitätszeit beträgt 4,6 Stunden. (α/ρ = 0,24). Der A-Wert mit 31 AE ist gegenüber den P-Tieren mit 117 AE stark vermindert; noch weniger aktiv sind die L-Tiere mit 8 AE pro Tag, so daß hier kein Muster mehr erkennbar ist. Die erhöhte Aktivität der sechs geprüften P-Tiere konnte sich zur Dauerbewegung steigern. Von 5,9 Aktivitätsstunden (α/ρ = 0,33) fielen 3,4 in die Hellzeit; der Q-Wert 1,78 paßt ebenfalls dazu. Wie Abb. 18 veranschaulicht, liegt hier wohl eine ähnliche Phase der Hyperaktivität vor wie bei den P-Tieren im Weißlicht (vergl. Abb. 7).

c) Rotlicht

Ein Versuch mit vier N-Tieren in einem 12:12 Std.LD-Rotlicht-Tag von 0,8 $\mu W/cm^2$ hatte nicht den erwarteten Erfolg. Die Blindschleichen zeigten Spontanperioden zwischen 18,7 und 21,8 Stunden. Abb. 19 gibt ein Beispiel dieses Verhaltens. Weitere Versuche mit höheren Bestrahlungsstärken sind geplant. P- und L-Tiere wurden daher noch nicht geprüft.

d) Rot- und Infrarotlicht

Bei Benutzung einer kombinierten Rot- und Infrarotstrahlung von ca 240 $\mu W/cm^2$ Bestrahlungsstärke (das Maximum der Strahlung lag bei 1150 nm) im 12:12 Std.LD-Tag waren drei N-Tiere voll mit dem Zeitgeber synchronisiert (Abb. 20). Die Aktivitätsanfänge stellten sich sehr genau eine Stunde nach "Lichtan" ein. Die A-Werte blieben von einem Tag zum anderen sehr konstant. Die in der Tab. 4 angegebenen Mittelwerte konnten wegen der kleinen Versuchszahl nicht gegen die P-Tiere abgesichert werden. P- und L-Tiere zeigten nur geringe Aktivität. Aus der zeitlichen Lage ihrer Bewegungsschübe ließ sich keine Regel erkennen; möglicherweise verkürzten die P-Tiere ihre Periode, doch setzte der tägliche Aktivitätsschub allzuoft aus. Die L-Tiere waren abermals so gut wie inaktiv.

Die aus zahlreichen Perioden gemittelten Aktivitätsmuster für N-, P- und L-Tiere sind in der Abb. 21 zusammengefaßt. PL-Tiere wurden wurden für Farblichtversuche ebenfalls benutzt, werden aber beiläufig erwähnt, da ihre Aktivität sehr gering und unregelmäßig war. In Abb. 22a,b werden die mittleren täglichen Aktivitätswerte und die α/ρ-Verhältnisse mit denen der Weißlichtversuche verglichen; in Abb. 23 ebenso die Q-Verhältnisse. Die Gruppenmittelwerte der Aktivität sind in Tab. 4 und ihre statistischen Sicherungen in Tab. 5 verzeichnet.

5) Lokomotorische Aktivität im farbigen Dauerlicht

Ähnlich wie in den Versuchen im Weißlicht wurden die Echsen, bevor sie in Dauerbedingungen kamen, eine Woche lang im 12:12 Std.LD-Tag der entsprechenden Strahlungsqualität und -quantität gehalten. Nur N- und P-Tiere wurden geprüft. Von 10 P-Tieren war ein einziges periodisch aktiv. Auch hier interessierten vor allen Dingen die Periodenlängen, die in Abb. 22c mit denen der Weißlichtversuche verglichen werden.

a) Dauerviolett

Im Dauerviolett der mittleren Bestrahlungsstärke 7 $\mu W/cm^2$ waren drei von vier N-Tieren mit 16,0 Stunden mittlerer Periodendauer spontan aktiv. Die täglichen τ-Werte streuten nur wenig, wie Abb. 24 beispielsweise zeigt. Vier P-Tiere lieferten keine Ergebnisse, da bei drei Exemplaren bereits am ersten, beim vierten schon am zweiten Versuchstage die Aktivität aussetzte.

b) Dauergrün

Vier N-Tiere hatten bei 0,8 $\mu W/cm^2$ eine mittlere Periodenlänge von 33,4 Stunden; eines der Aktogramme ist in Abb. 25 dargestellt. Auffällig sind hier Aktivitätssteigerungen, die häufig gegen 7^h MEZ auftraten. Von vier P-Tieren stellten dagegen drei ihre Aktivität bereits am zweiten Versuchstage ein, vorher waren sie in Daueraktivität verfallen. Eines entwickelte jedoch eine Periode von 17,0 Stunden. Seine Aktivitätsmenge erscheint aber nicht größer als die der N-Tiere mit ihrer wesentlich höheren Periodendauer.

c) Dauerrot

Bei 0,8 $\mu W/cm^2$ Bestrahlungsstärke ergaben sich bei zwei N-Tieren Periodenlängen von 19,9 und 21,3 Stunden. Sie bevorzugten also den gleichen Varianzbereich wie N-Tiere in einem LD-Rotlicht-Tag. Die Aktogramme von zwei P-Tieren konnten wegen zu geringer Aktivität nicht ausgewertet werden.

Erörterung der Befunde

1)

Die bisher vorliegenden Befunde liefern erste Hinweise dafür, daß das Parietalorgan der Blindschleiche Anguis fragilis L. sich an der Steuerung der circadianen lokomotorischen Aktivitätsperiodik mitbeteiligt. Die Unterschiede im Verhalten der parietalorganlosen (P-) und der normalen (N-) Tiere zeigen sich allerdings weniger in der Abhängigkeit der täglichen Aktivität, des α/ρ-Verhältnisses und der Periodendauer von der Bestrahlungsstärke: Der Kurvenverlauf der Abb. 11 ähnelt sehr der Abb. 12. Dennoch zeichnen sich schon im Weißlicht einige Unterschiede ab: Bei sinkenden Bestrahlungsstärken scheinen parietalorganlose Tiere die Synchronisation mit dem Zeitgeber früher als Normaltiere zu verlieren. Für die Mitbeteiligung des Parietalorgans bei der Phasenkontrolle sprechen auch die wenigen Befunde an augenlosen L-Tieren. Wie Abb. 10b,c zeigt, folgten sie zumindest bei Bestrahlungsstärken von 4 $\mu W/cm^2$ und 30 $\mu W/cm^2$ dem Zeitgeber noch ausreichend genau und verhielten sich somit anders als die P- und N-Tiere in Dauerdunkel und Weißlicht-Dauerhell.

2)

Größere Unterschiede ergaben sich beim Vergleich des Aktivitätsverlaufes von P- und N-Tieren im Weißlicht und im farbigen Licht der drei Spektralbereiche. Hier ließen sich farbspezifische Veränderungen sowohl des Grundmusters der Aktivität als auch der wichtigsten Parameter feststellen, die gut in den Rahmen des bisher über die Physiologie des Parietalauges Bekannten passen. So entsprechen die Phasen gesteigerter Aktivität bei P-Tieren (vergl. Abb. 7 und 18) durchaus den Befunden von Glaser (1958) sowie von Stebbins und Eakin (1958). Diese Autoren arbeiteten mit photothermalen Gradienten, indem sie licht- und wärmespendende Glühlampen oder die direkte Sonnenstrahlung in einem Energieangebot benutzten, das Beleuchtungsstärken von 0,5 bis 1200 lx zuließ (Glaser 1958).

Auch aus unseren Befunden geht hervor, daß die Lokomotion sich mit der Weißlicht-Energie erhöht. Daneben kann die Hyperaktivität wie Abb. 16 veranschaulicht, auch bei N-Tieren als farbspezifischer Effekt im Violett auftreten. Beide Effekte sind jedoch offenbar nicht identisch: Im ersten Fall wird das Niveau der Aktivität über den "Normalwert" hinaus erhöht, worauf eine Rückkompensation auf das Normalniveau folgt. Im zweiten besteht das hohe Niveau bei P- und N-Tieren von Anfang an und regelt sich dann verschieden schnell auf den "Normalwert" ein. Die anfangs im Violettlicht auftretenden hohen A-Werte waren bei allen untersuchten Tieren zu beobachten. In beiden Fällen verlaufen jedoch alle Abweichungen vom "Sollwert" der täglichen Aktivität rhythmisch, in einer etwa dreitägigen Periode, deren Ursachen allerdings noch unbekannt sind. Den Unterschieden in der Aktivitätsmenge von P- und N-Tieren sind sicherlich solche der Stoffwechselintensität zugeordnet. Unter anderen hatten Clausen und Mofshin (1939) den direkten Beweis dafür in der Erhöhung des O_2-Bedarfs erbracht, ebenso wie Stebbins und Eakin (1958) in der Hypertrophie der Schilddrüsen. Nach Aschoff (1961) (vergl. auch Marx 1952) wäre ebenfalls anzunehmen, daß sich Grundumsatz und Sauerstoffverbrauch bei der Muskelarbeit summieren, der Gesamtsauerstoffverbrauch also der lokomotorischen Aktivität direkt proportional ist.

Das Parietalorgan soll als Photothermal-Rezeptor nicht nur die lokomotorische Aktivität steuern (Glaser 1958), sondern "... plays a part in helping to prevent metabolic excesses and the reestablishment of homeostasis following periods of increased activity ..." (Stebbins and Eakin 1958). Die Thermorezeptorik des Parietalorgans ist allerdings keineswegs schon erwiesen. Nach Miller und Wolbarsht (1962) bewirkt Infrarotbestrahlung keine Veränderungen im ERG. Eine starke Wärmeempfindlichkeit würde auch gegen die von Eakin und Westfall (1960) vermutete stäbchenähnliche Struktur der Parietalaugenretina sprechen. Unsere Befunde sprechen eben-

falls weder für, noch gegen die Annahme einer Rot- und Infrarotrezeption. P- und L-Tiere waren zwar im Infrarot nicht mit dem Zeitgeber synchronisiert, doch können hierfür auch andere Ursachen verantwortlich gemacht werden. Jedenfalls bedarf es hier weiterer Versuche, vor allem auch zur Klärung der Frage, wie sich die parietalorganlosen Tiere nach der Kompensation des Organverlustes verhalten. Möglicherweise setzt erst dann die eigentliche Thermoregulation ein, die aber jederzeit zugunsten der Photorezeption wieder aufgegeben werden kann, wenn die Beschattung des Parietalorgans rückgängig gemacht wird. Die von Glaser (1958) veröffentlichten Diagramme lassen diese Annahme ebenfalls zu. Ich selbst habe Versuchstiere, denen zwölfmal im Jahr das Parietalorgan verklebt worden war, immer wieder mit gutem Erfolg zu den Lichtversuchen benutzt, wobei die Phase der Hyperaktivität stets reproduzierbar war.

3)

An der Photorezeption des Parietalorgans ist nach unseren Befunden nicht zu zweifeln. Hier lassen sich die Ergebnisse zwanglos im Rahmen des von Dodt (1963) am Pinealorgan der Amphibien erarbeiteten "reversiblen Ultraviolett-Blaugrün-Reaktionssystems" diskutieren: Die tägliche Aktivität von N- und P-Tieren im Grün- und Violettlicht (vergl. Abb. 16 und 18) verläuft antagonistisch, dasselbe zeigt sich auch im Verhalten der L-Tiere (Abb. 15 und 17). Im Violettlicht des LD-Tages zeigen die P-Tiere niemals eine feste Beziehung zum Zeitgeber, ebenso verhalten sich aber die N-Tiere im Grünlicht. Im farbigen Dauerlicht treten bei N-Tieren extrem lange Perioden von im Mittel 33,4 Stunden im Grünlicht auf; im Dauerviolett dagegen verkürzt sich ihre Periode auf 16 Stunden, was etwa der Periodenlänge von P-Tieren im Dauergrün entspricht usw. Auf Grund dieser auffallenden Unterschiede liegt es nahe, anzunehmen, daß Violett bei funktionsfähigem Parietalorgan die Aktivität fördert, Grün aber sie hemmt. Wird das Parietalorgan beschattet, so fördert Grün sehr stark,

während die hemmende Wirkung des Violettlichtes unter diesen Bedingungen nicht zutage tritt, da die Zapfen der Lateral= augen für Violett wenig empfindlich sind. Die Retinae der Sauropsiden sind zudem reich an roten und gelben Ölkugeln, die die Empfindlichkeit für kurzwelliges Licht herabsetzen. Violett dürfte daher wohl nur vom Parietalorgan nennenswert absorbiert werden, wahrscheinlich im Sinne einer Erweiterung des von den Lateralaugen beherrschten Spektralbereiches (vergl. auch Frey 1955). Das Grünlicht dagegen dürfte so= wohl von Lateralaugen als auch vom Parietalorgan perzipiert werden, beeinflußte jedoch die Aktivität über das Auge und das Parietalorgan antagonistisch; dadurch wird wahrscheinlich das Einhalten eines mittleren Aktivitätsniveaus (vergl. Abb.18) ermöglicht. Unter Verwendung einer von Dodt (1963) ent= wickelten Reaktionsgleichung für die chromatische Reaktion des Pinealorgans

Erregungs= förderung ← Ultraviolett (max. 355 nm) / Blaugrün (max. 515 nm) → Erregungs= hemmung

läßt sich das in Abb. 26 wiedergegebene Wirkungsschema aufstellen.

4)

Schwieriger ist es, den Aktivitätsverlauf in Weißlicht zu deuten. Man muß dabei die relativen Anteile der spektralen Komponenten und die relative Empfindlichkeit der Rezeptoren berücksichtigen. Es fällt auf, daß die A-Werte der N-Tiere (vergl. Abb. 22a) sowohl im Grün- als auch im Violettlicht des LD-Tages mit denen im Weißlicht gleicher Bestrahlungs= stärke besser übereinstimmen als bei P-Tieren, wo sich ent= weder zu hohe oder zu niedrige Werte ergeben (statistische Sicherungen siehe Tab. 6). Die unterschiedlichen Anstiege der Kurven von P- und N-Tieren im Weißlicht können also durch den Violett- und Grüneffekt bedingt sein. Während jedoch die N-Tiere weitgehend regulieren können (antagonistische Wir= kung des Grünlichtes auf Lateralaugen und Parietalorgan),

treten bei P-Tieren die Maxima und Minima deutlicher in Erscheinung. Bemerkenswert ist auch der Schnittpunkt beider Kurven zwischen 5 und 8 $\mu W/cm^2$; hier sind offenbar die Violett- und die Grünkomponenten im Gleichgewicht. Bei kleineren E_e-Werten dominiert die aktivitätshemmende, bei größeren die aktivitätsfördernde Wirkung.

Wie weiterhin die Abhängigkeit der Aktivität von der Bestrahlungsstärke zeigt, gibt es eine Intensität, der ein Minimum der Aktivität entspricht (ca 0,5 $\mu W/cm^2$); umgekehrt sinkt der Aktivitätswert jenseits des Maximums bei 30 $\mu W/cm^2$ bei noch höherem Energiefluß erneut ab. Der Zuwachs der täglichen Aktivität erfolgt, wie Abb. 23 zeigt, nicht immer gleichmäßig. Das Verhältnis Q der Hellaktivität zur Dunkelaktivität kann steigen oder fallen. Diese Zusammenhänge sind noch keineswegs geklärt.

5)

Nach den bisher vorliegenden Versuchen gibt es im LD-Weißlicht-Tag sowohl bei N- als auch bei P-Tieren regelhafte Beziehungen zwischen der Bestrahlungsstärke und der täglichen Aktivität sowie dem α/ρ-Verhältnis (Abb. 11 und 12). Das α/ρ-Verhältnis ist hier dem α analog, da im LD-Tag die Periodenlänge immer auf 24 Stunden bezogen ist. Das Maximum der Aktivität prägt sich im α/ρ-Verhältnis nicht aus, es steigt weiter linear an. Abb. 10 veranschaulicht den Sachverhalt wenigstens für die N-Tiere: Die Aktivität nimmt auf Kosten der Stunden direkt nach dem Dunkel-Hell-Wechsel zu. Nach Aschoff und Wever (1962) ist es berechtigt, für den Bereich von 0,5 bis 30 $\mu W/cm^2$ reine Amplitudenvariation des zugrundeliegenden Schwingungssystems anzunehmen. Das α/ρ-Verhältnis ist kleiner als 1; das Niveau dürfte also in jedem Falle unterhalb der Schwelle liegen. Anders ist es bei niederer und höherer Bestrahlungsstärke. Was in Abb. 9 als "Musterwechsel" eintritt (der Aktivitätsschub wird flacher und breiter), kann schwingungstechnisch durch gleichzeitige Amplituden-

und Niveauvariation, gleichbleibende Periodenlänge voraus=gesetzt, verwirklicht werden. Die Befunde an P-Tieren sind ungleich schwieriger zu deuten. Die Ähnlichkeit der Kurven=züge in Abb. 11 und 12 erlaubt jedoch grundsätzlich gleiche Folgerungen.

Die Ergebnisse der Versuche unter konstanten Lichtbedin=gungen an N-Tieren stehen im Einklang mit Modellvorstellungen der Schwingungslehre. Das Auftreten von Spontanfrequenzen ist ein hinreichendes Kriterium für selbsterregte Schwin=gungssysteme. Die wenigen Ergebnisse an P-Tieren (Abb. 12) zeigen aber, daß auch sie oscillieren können, allerdings mit einer höheren Spontanfrequenz als N-Tiere, was wiederum auf den Ausfall eines Hemmungszentrums hinweist. Wahrschein=lich ist der erhöhte Stoffwechsel der P-Tiere die Ursache der Oscillationsbeschränkung; das Schwingungssystem wird nicht genügend gebremst und "überkippt" sich. Da der exogene Anstoß des Zeitgebers fehlt, kann ein neuer Rhythmus infolge der endogenen Labilität nicht aufgebaut werden (vergl. hier=zu die Modellversuche an Glimmlampen von Bethe 1941).

6)

Im Dauergrün zeigte ein P-Tier eine 17-stündige Perioden=länge, die N-Tiere aber nahezu den doppelten Betrag (in der Abb. 22c sind sie mit ihrem halben Periodenwert eingetragen). Dieses läßt vermuten, daß N-Tiere im Dauergrün eine sekun=däre Periodik entwickeln; über 24 Stunden hinausgehende Perio=denlängen wurden sonst nie beobachtet. Diese sekundäre Perio=dik könnte einen "Block" darstellen (vergl. v. Holst 1936). Die primäre Periodik von ca 17 Stunden wird dabei derart ge=hemmt, daß nur jeder zweite Aktivitätsschub zustande kommt. Zwischen dem Parietalorgan und den Lateralaugen würde also absolute Koordination bestehen. Im LD-Grünlicht-Tag kommt es dagegen zu gleitenden Phasenbeziehungen, die positive und ne=gative Tendenzen haben. Hier würde relative Koordination vor=liegen und zwar von zweierlei Art: erstens in Bezug auf den

12:12 Std.-Zeitgeber und zweitens zwischen den Lateralaugen und dem Parietalorgan, da ja die Hemmwirkung des Parietal=organs nicht konstant bleibt.

Übersichtlicher sind die Verhältnisse im Dauerviolett. Einer sehr kurzen Periodenlänge (ca 16 Stunden) im LL-Tag steht die vollkommene Synchronisation mit dem Zeitgeber im LD-Tag bei N-Tieren gegenüber. Dieses Ergebnis läßt vermuten, daß der eigentliche Synchronisationsimpuls auch bei Weißlicht vom spektralen Violettanteil ausgeht. Grundsätzlich wäre hier zu fragen: Wie und in welchem Umfange können Strahlungen und Strahlungsintensitäten, die in Dauerbedingungen unterschied=liche Spontanfrequenzen erzeugen, miteinander konkurrieren, wenn sie die tägliche Aktivität im Zeitgebertag mittels Pha=sensteuerung synchronisieren? Bei positiver Phasenwinkeldif=ferenz dürfte die Konkurrenz zugunsten längerwelliger Perio=denspektren, bei negativer zugunsten kürzerwelliger ausfallen.

Unter der Annahme, daß das tägliche Aktogramm der Blind=schleichen vom Violett- und Grünanteil im Weißlicht moduliert wird, lassen sich auch die bereits genannten Amplituden- und Niveauvariationen verstehen. Ebenso könnten die eigenartigen dreitägigen Rhythmen bei P- und N-Tieren unter den entsprech=enden Bestrahlungen hierdurch verursacht sein.

7)

Zum Schluß sei noch auf eine Beobachtung hingewiesen. Trägt man nämlich die Anfänge der täglichen Aktivität gegen den Be=ginn der Hellphase des Zeitgebers auf, so treten bei N-Tieren, sofern eine Synchronisation vorliegt, nur negative Phasen=winkeldifferenzen auf, bei Bestrahlung mit Infrarot dagegen in der Regel positive Differenzen. Vielleicht äußern sich darin grundsätzliche Unterschiede in der Art der Synchronisa=tion, denn auch die Temperaturversuche von Hoffmann (1963) an Lacerta sicula lassen diesen Effekt erkennen.

Zusammenfassung

1)

Die lokomotorische Aktivität von normalen, parietalorganlosen und geblendeten Blindschleichen (Anguis fragilis L.) wurde im 12:12 Std.LD-Tag (Normaltag) sowie in Dauerlicht bei Weißbeleuchtung und farbiger Beleuchtung von drei Spektralbereichen gemessen.

2)

Die Aktivitätsmengen sowie die α/ρ-Verhältnisse normaler und parietalorganloser Tiere waren von der Bestrahlungsstärke abhängig. Parietalorganlose Tiere verloren dabei die Synchronisation mit dem Zeitgeber früher als Normaltiere.

3)

Parietalorganlose Blindschleichen erhöhten gegenüber den Normaltieren ihre tägliche Aktivitätsleistung erheblich bei 30 $\mu W/cm^2$ Bestrahlungsstärke im Weißlicht, wobei ein zwei- bis dreitägiger Überlagerungsrhythmus auftrat.

4)

Auch der Aktivitätsverlauf geblendeter Versuchstiere mit intaktem Parietalorgan zeigte wenigstens "Lichtan-" und "Lichtaus"-Effekte.

5)

Im Violettlicht lagen die Aktivitätswerte normaler Echsen höher als bei parietalorganlosen; diese waren dafür im Grünlicht den Normaltieren überlegen.

6)

Im Dauerweißlicht wurden sowohl Periodenverkürzungen als auch -verlängerungen, die jedoch 24 Std. nicht überschritten, bei normalen und parietalorganlosen Versuchstieren festgestellt. Die Frequenz der parietalorganlosen Tiere war im allgemeinen

höher als die der Normaltiere.

7)

Normale Blindschleichen zeigten im Dauerviolett besonders kurze, im Dauergrün dagegen extrem lange Aktivitätsperioden.

8)

Die Befunde sprechen für ein antagonistisches System der Lateralaugen und des Parietalorgans, durch das u.a. die circadiane lokomotorische Aktivitätsperiodik gesteuert sein könnte.

Literaturverzeichnis

Ariens Kappers, J. (1963): Recent advances in our knowledge of the structure and function of the pineal organ. Proc. int. Congr. Zool. XVI, Vol. 4, 238.
Aschoff, J. und R. Wever (1963): Resynchronisation der Tagesperiodik von Vögeln nach Phasensprung des Zeitgebers. Z. vergl. Physiol. 46, 321.
--- (1962): Über Phasenbeziehungen zwischen biologischer Tagesperiodik und Zeitgeberperiodik. Z. vergl. Physiol. 46, 115.
--- (1962): Aktivitätsmenge und α/ρ-Verhältnis als Meßgrößen der Tagesperiodik. Z. vergl. Physiol. 46, 88.
Aschoff, J. (1962): Spontane lokomotorische Aktivität. (In: Kükenthal, Handbuch der Zoologie 8, Teil 11, 1-75.)
--- (1958): Tierische Periodik unter dem Einfluß von Zeitgebern. Z. Tierpsychol. 15, 1.
--- (1957): Aktivitätsmuster der Tagesperiodik. Naturw. 44,361.
--- (1955): Exogene und endogene Komponenten der 24-Stundenperiodik bei Tier und Mensch. Naturw. 42, 567.
--- (1954): Zeitgeber der tierischen Tagesperiodik. Naturw. 41, 49.
Bargmann, W. (1954): Das Zwischenhirn-Hypophysensystem. Berlin, 1954.

Baumann, Ch. (1962): Lichtabhängige langsame Potentiale aus dem Stirnorgan des Frosches. Pflügers Arch. 276, 56.
Bethe, A. (1943): Die periodische Unterbrechung rhythmischer Vorgänge im Vergleich zu ähnlichen Vorgängen an elektrischen Kippsystemen. Pflügers Arch. 246, 485.
--- (1941): Die biologischen Rhythmus-Phänomene als selbständige bzw. erzwungene Kippvorgänge betrachtet.
Pflügers Arch. 244, 1.
Blume, H. (1943): Über die Analyse kurzer Kurvenzüge.
Z. angew. Math. Mech. 23, 346.
Boveri, V. (1925): Untersuchungen über das Parietalauge der Reptilien. Acta zool. Stockh. 6.
Brehm, A. (1922): Brehms Tierleben. 4. Aufl., Bd. V (bearb. von F. Werner) Leipzig 1922.
Bünning, E. (1963): Die physiologische Uhr. Berlin 1963.
--- und M. Ruddat (1960): Weitere Untersuchungen zur Deutung der physiologischen Uhr als Kippschwingungssystem.
Naturw. 47, 286.
Clausen, H.J. and B. Mofshin (1939): The pineal eye of the lizard (Anolis carolinensis) a photoreceptor as revealed by oxygen consumption studies. J. cell. comp. Physiol. 14, 29.
--- and E.G. Poris (1937): The effect of light upon sexual activity in the lizard Anolis carolinensis with especial reference to pineal body. Anat. Rec. 69, 39.
Dendy, A. (1911): On the structure, development and morphological interpretation of the pineal organs adjacent parts of the brain in the Tuatara (Sphenodon punctatus).
Trans. R. Soc. London 201 B, 227.
Dodt, E. (1963): Reversible Umsteuerung lichtempfindlicher Systeme bei Pflanzen und Tieren. Experientia 14, 53.
--- (1963): Photosensitivity of the pineal organ in the teleost Salmo irideus (Gibbons). Experientia 14, 642.
--- and E. Heerd (1962): Mode of action of pineal nerve fibers in frogs. J. Neurophysiol. 25, 405.
Eakin, R. and J. Westfall (1960): Further observations on the fine structure of the parietal eye of the lizards.
J. biophys. biochem. Cytol. 8, 483.

Eakin, R. (1959): Fine structure of the retina in the reptilian third eye. J. biophys. biochem. Cytol. 6, 133.
Engel, F. und W. Bergmann (1952): Die physiologische Funktion der Zirbeldrüse und ihre therapeutische Anwendung. Z. Vitamin-, Hormon- u. Fermentforschg. 4, 564.
Frey, E. (1955): Neue anatomische Ergebnisse zur Phylogenie der Sehfunktion. Bücherei d. Augenarztes 23, 45.
Friedrich-Freksa, H. (1932): Entwicklung, Bau und Bedeutung der Parietalgegend bei Teleosteern. Z. wiss. Zool. 141, 52.
Glaser, R. (1958): Increase in locomotor activity following shielding of the parietal eye in night lizards. Science 128, 1577-1578.
Häffner, K. v. (1955): Über accessorische Parietalorgane und Nebenparietalaugen als degenerative Bildungen am Parietalauge. Mitt. zool. Mus. Inst. Hamburg 53, 25.
--- (1953): Untersuchungen über die Entwicklung des Parietal= organs und des Parietalnerven von Lacerta vivipara und das Problem der Organe der Parietalregion. Z. wiss. Zool. 157, 1.
Halberg, F. (1959): Physiologic 24-hour-periodicity. (In: Withrow, R., Edit: Photoperiodism and related phenomena in plants and animals. Washington 1959.)
Herter, K. (1960): Kriechtiere. Das Tierreich VII/4. Sammlung Göschen. Berlin 1960.
Hess, W. R. (1954): Das Zwischenhirn. Basel 1954.
Hoffmann, K. (1963): Zur Beziehung zwischen Phasenlage und Spontanfrequenz bei der endogenen Tagesperiodik. Z. Naturforschg. 18 B, 154.
--- (1960): Versuche zur Analyse der Tagesperiodik. I. Der Einfluß der Lichtintensität. Z. vergl. Physiol. 43, 544.
Hollwich, F. (1955): Der Einfluß des Augenlichtes auf die Re= gulation des Stoffwechsels. Bücherei d. Augenarztes 23, 95.
Holst, E. v. (1939): Die relative Koordination als Phänomen und als Methode zentralnervöser Funktionsanalyse. Ergebn. Physiol., biol. Chem., exper. Pharmakol. 42, 228.
--- (1936): Über den "Magnet-Effekt" als koordinierendes Prin= zip im Rückenmark. Pflügers Arch. 237, 655.

Kuhn, O. (1960): Außeroptische Lichtwirkungen bei tierischen Organismen. Stud. gen. 13, 477.
Lienert, G. A. (1962): Verteilungsfreie Methoden in der Biostatistik. Meisenheim am Glan 1962.
Miller, W. H. and M. L. Wolbarsht (1962): Neural activity in the parietal eye of a lizard. Science 135, 316.
Nowikoff, M. (1910): Untersuchungen über den Bau, die Entwicklung und Bedeutung des Parietalauges bei Sauriern. Z. wiss. Zool. 96, 118.
--- (1907): Über das Parietalauge von Lacerta agilis und Anguis fragilis. Biol. Zbl. 27.
Oksche, A. (1955): Untersuchungen über die Nervenzellen und Nervenverbindungen des Stirnorgans, der Epiphyse und des Subkommissuralorgans bei anuren Amphibien. Morphol. Jb. 95, 393.
--- (1952): Der Feinbau des Organon frontale bei Rana temporaria und seine funktionelle Bedeutung. Morphol. Jb. 92, 123.
Pittendrigh, C. and V. G. Bruce (1959): Daily rhythms as coupled oscillator systems and their relation to thermoperiodism and photoperiodism. (In: Photoperiodism and related phenomena in plants and animals, Withrow, R., Edit., Washington 1959.)
--- (1957): An oscillator model for biological clocks. (In: Rhythmic and synthetic processes in growth. Princeton Univ. Press 1957.)
Reeb, C. (1962): Grundlagen der Photometrie. Karlsruhe 1962.
Roth, C. und R. Braun (1958): Zur Funktion des Parietalauges der Blindschleiche Anguis fragilis (Reptilia, Lacertilia, Anguidae). Naturw. 45, 218.
Stebbins, R. C. (1960): Effects of pinealectomy in the western fence lizard Sceloporus occidentalis. Copeia 1960, 276.
--- and R. M. Eakin (1958): The role of the "third eye" in reptilian behaviour. Am. Mus. Novit. 1870, 1.
Sterba, G. (1963): Neurosekretion im Zwischenhirn der Wirbeltiere. Forschg. u. Fortschr. 37, 70.
Steyn, W. (1959): Ultrastructure of pineal eye sensory cells. Nature 183, 764.

Steyn, W. (1957): The morphogenesis and some functional aspects of the epiphyseal complex in lizards. J. comp. Neurol. 107, 227.

Stigler, R. (1950): Versuche über das Parietalauge von Agama colonorum. Zool. Anz. 145.

Studnicka, F. K. (1905): Die Parietalorgane. (In: Oppel, Lehrb. d. vergl. mikroskop. Anatomie d. Wirbeltiere. Bd. V, Jena 1905.)

Trost, E. (1953): Die Histogenese und Histologie des Parietalauges von Anguis fragilis und Chalcides ocellatus. Z. Zellforschg. 38, 185.

--- (1952): Untersuchungen über die frühe Entwicklung des Parietalauges und der Epiphyse von Anguis fragilis, Chalcides ocellatus und Tropidonotus natrix. Zool. Anz. 148.

Vilter, V. (1949): C. R. Séances Soc. Biol. 143, 338.

Walls, G. (1934): Am. J. Ophthalmol. 17.

Wever, R. (1963): Zum Mechanismus der biologischen 24-Stunden-Periodik. II. Mitteilung: Der Einfluß des Gleichwertes auf die Eigenschaften selbsterregter Schwingungen. Kybernetik 1, 213.

--- (1962): Zum Mechanismus der biologischen 24-Stunden-Periodik. Kybernetik 1, 139.

Anhang

1) Tabellen

Tab.1: Gruppen-Mittelwerte der täglichen lokomotorischen Aktivität von Anguis fragilis L. im 12:12 Std. LD-Weißlicht-Tag verschiedener Bestrahlungsstärken.

Gruppe	n	$\bar{E}_e$ ($\mu W/cm^2$)	$\bar{A}$ (AE)	-
A	2	0,04	67 ± 7	N-Tiere
B	4	0,5	38 ± 8	
C	5	4	78 ± 10	
D	5	30	116 ± 14	
E	5	65	53 ± 6	
F	2	0,04	50 ± 3	P-Tiere
G	4	0,5	18 ± 6	
H	6	4	65 ± 5	
I	4	30	169 ± 18	
K	3	65	61 ± 16	

Die Einzelwerte sind zum Teil den Abb.12a und 13a zu entnehmen.

Tab.2: Statistische Wahrscheinlichkeiten der in Tab.1 aufgeführten Gruppen-Mittelwerte bei einseitiger Fragestellung nach dem FISHER - PITMAN - Test.

Hypothese	p	Entscheidung
A > B	> 0,05	A = B
B < C	0,02	B < C
C < D	0,008	C < D
D > E	0,004	D > E
F > G	> 0,05	F = G
G < H	0,007	G < H
H < I	0,007	H < I
I > K	0,03	I = K
A > F	> 0,05	A = F
B > G	0,04	B = G
C > H	> 0,05	C = H
D < I	0,008	D < I
E < K	> 0,05	E = K

Tab.3: Gruppen-Mittelwerte der Periodenlängen und ihre Varianzbereiche von Anguis fragilis L. im LL-Weißlicht-Tag verschiedener Bestrahlungsstärken.

n	Σ_e ($\mu W/cm^2$)	$\bar{\tau}$ (Std.)	Varianz (Std.)	-
2	0,04	21,8	20,3 - 23,2	N-Tiere
4	0,5	19,9	19,3 - 20,4	
4	4	18,5	17,8 - 19,1	
4	30	17,8	16,8 - 18,7	
2	65	20,1	19,3 - 20,8	
2 von 2	0,04	21,7	21,6 - 21,8	P-Tiere
2 - 6	0,5	18,3	17,1 - 19,4	
1 - 8	4	16,8	---	
0 - 6	30	--	---	
1 - 6	65	22,3	---	

Die Einzelwerte sind den Abb.12c und 13c zu entnehmen.

Tab.4: Gruppen-Mittelwerte der täglichen lokomotorischen Aktivität von Anguis fragilis L. im 12:12 Std. LD-Tag verschiedener spektraler Bestrahlung.

Spektralbereich	Bestrahlungsstärke
1) 300 - 420 nm	7 $\mu W/cm^2$
2) 480 - 610 "	0,8 "
3) 620 - 3000"	ca 240 "

Gruppe	1	2	3	-
W	95 ± 14 n = 8	31 ± 6 n = 5	112 ± 14 n = 3	N-Tiere
X	33 ± 5 n = 8	117 ± 44 n = 6	26 ± 9 n = 4	P-Tiere
Y	69 ± 31 n = 4	8 ± 2 n = 4	15 ± 2 n = 3	L-Tiere
Z	12 ± 4 n = 4	8 ± 3 n = 4	6 ± 2 n = 2	PL-Tiere

Die Einzelwerte sind zum Teil der Abb.23a zu entnehmen.
(n = Anzahl der Tiere).

Tab.5: Statistische Wahrscheinlichkeiten der in Tab.4 aufgeführten Gruppen-Mittelwerte bei einseitiger Fragestellung nach dem FISHER - PITMAN - Test.

Hypothese	p	Entscheidung
W1 > X1	< 0,0001	W1 > X1
W1 > Y1	> 0,05	W1 = Y1
W1 > Z1	0,002	W1 > Z1
X1 < Y1	> 0,05	X1 = Y1
X1 > Z1	0,006	X1 > Z1
Y1 > Z1	0,01	Y1 > Z1
W2 < X2	0,02	W2 < X2
W2 > Y2	0,02	W2 > Y2
W2 > Z2	0,02	W2 > Z2
X2 > Y2	0,008	X2 > Y2
X2 > Z2	0,008	X2 > Z2
W3 > X3	0,03	W3 = X3
W3 > Y3	0,05	W3 = Y3
X3 > Y3	> 0,05	X3 = Y3
W1 > W2	0,002	W1 > W2
X1 < X2	0,006	X1 < X2
Y1 > Y2	0,02	Y1 > Y2
W1 < X2	> 0,05	W1 = X2
X1 > W2	> 0,05	X1 = W2

Tab.6: Statistische Wahrscheinlichkeiten zum Vergleich der in den Tab.1 und 4 aufgeführten Gruppen-Mittelwerte bei zweiseitiger Fragestellung nach dem FISHER - PITMAN - Test.

Hypothese	p	Entscheidung
W1 ≠ C	>0,05	W1 = C
W2 ≠ B	>0,05	W2 = B
W1 ≠ H	>0,05	W1 = H
W2 ≠ G	>0,05	W2 = G
X1 ≠ C	0,009	X1 ≠ C
X2 ≠ B	>0,05	X2 = B
X1 ≠ H	0,002	X1 ≠ H
X2 ≠ G	0,02	X2 ≠ G

Abb.1: Ringwippe in Gesamtansicht mit den elektrischen Zu- und Ableitungen; rechts im Bild der mit Kunststoffgewebe bespannte Deckel.

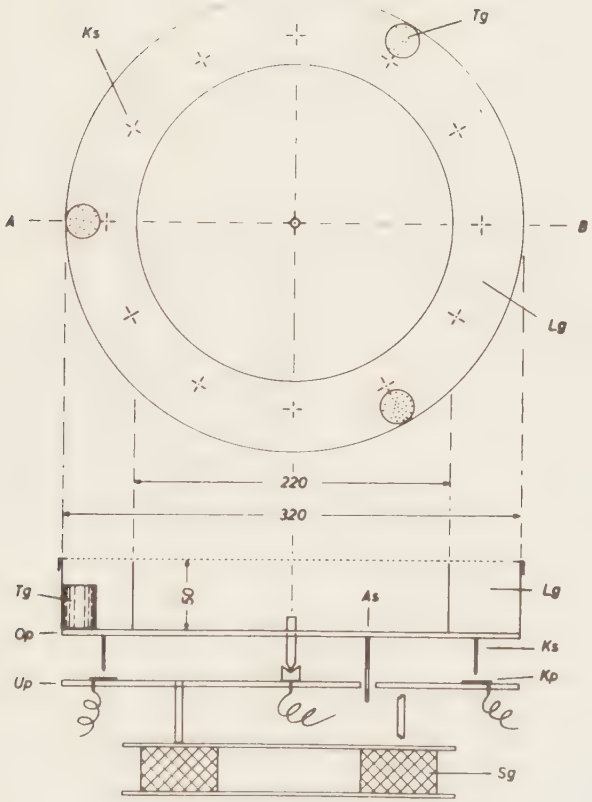

Abb.2: Schema einer Ringwippe in Aufsicht und im Schnitt= bild (A-B). Nähere Erklärungen im Text. Zahlenangaben in mm.

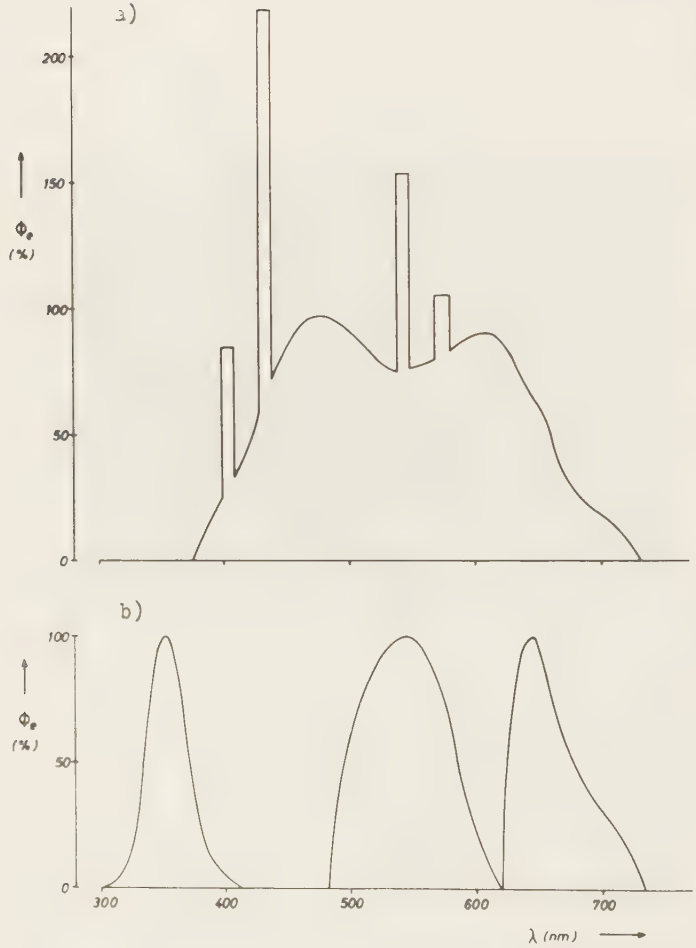

Abb.3a,b: a) Spektraler Strahlungsfluß Φ_e des verwendeten Weißlichtes, einer Leuchtstofflampe OSRAM L 40W/15.
b) Spektrale Strahlungsflüsse der verwendeten Farbstrahler.

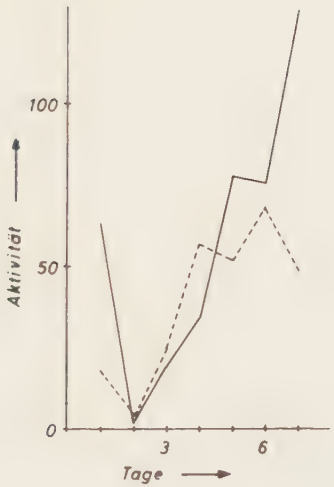

Abb.4: Lokomotorische Aktivität (Ordinate) in Aktivitätseinheiten an aufeinanderfolgenden 12:12 Std.LD-Tagen (Abszisse) bei einer Bestrahlungsstärke von 0,04 $\mu W/cm^2$ Weißlicht. 2 N-Tiere (——) und 2 P-Tiere (----).

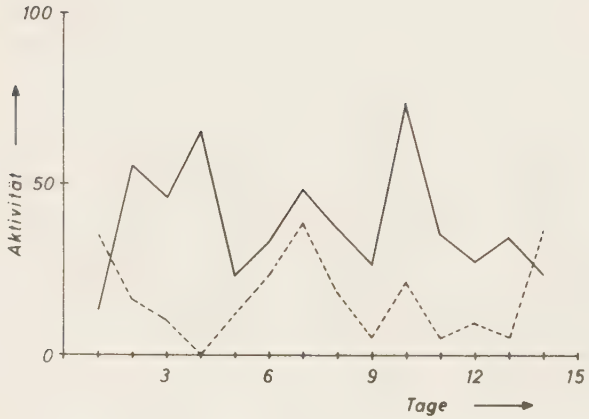

Abb.5: Lokomotorische Aktivität in 12:12 Std.LD-Tagen bei 0,5 $\mu W/cm^2$ Weißlicht. 4 N-Tiere (——) und 4 P-Tiere (----).

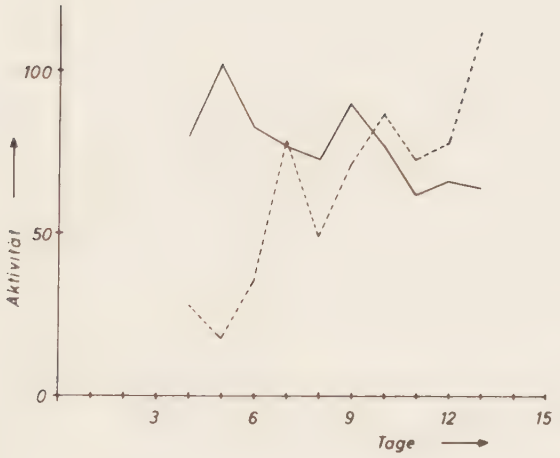

Abb.6: Lokomotorische Aktivität in 12:12 Std.LD-Tagen bei 4 $\mu W/cm^2$ Weißlicht. 5 N-Tiere (——) und 6 P-Tiere (----).

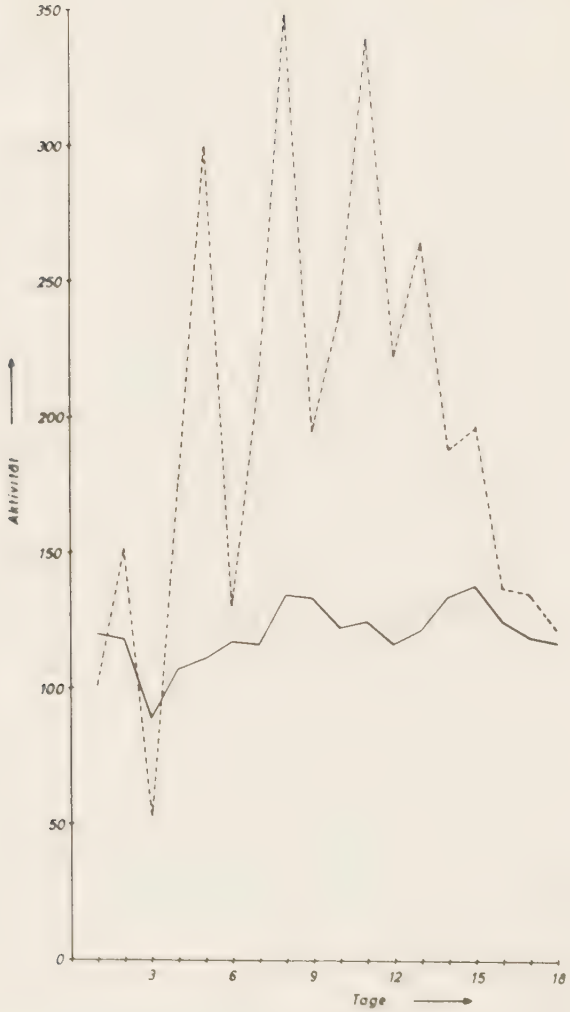

Abb.7: Lokomotorische Aktivität in 12:12 Std.LD-Tagen bei 30 $\mu W/cm^2$ Weißlicht. 5 N-Tiere (——) und 4 P-Tiere (----).

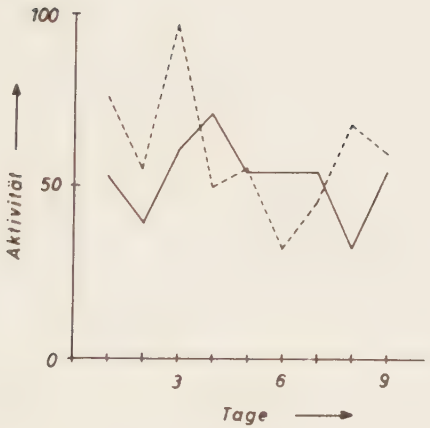

Abb.8: Lokomotorische Aktivität in 12:12 Std.LD-Tagen bei 65 $\mu W/cm^2$ Weißlicht. 5 N-Tiere (——) und 3 P-Tiere (----).

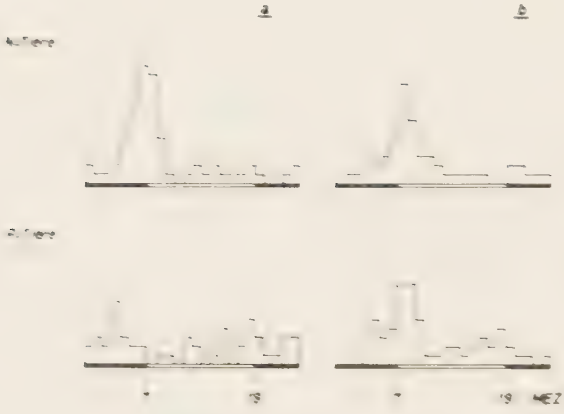

Abb.9: Aktivitätsmuster der Tagesperiodik im 12:12 Std.L:D-Tag. a) bei 0,04 µW cm^2 Weißlicht; gemittelt aus 20 Perioden bei N-Tieren und 19 Perioden bei P-Tieren. b) bei 65 µW cm^2 Weißlicht; gemittelt aus 33 Perioden bei N-Tieren und 30 Perioden bei P-Tieren.

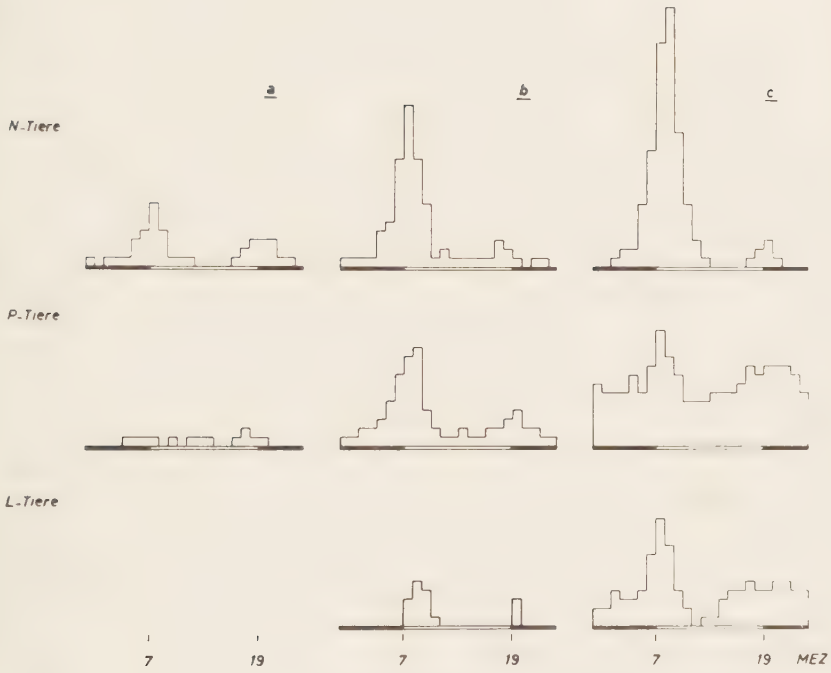

Abb.10a,b,c: Aktivitätsmuster der Tagesperiodik im 12:12 Std.LD-Tag. a) bei 0,5 $\mu W/cm^2$ Weißlicht; gemittelt aus 40 Perioden bei N-Tieren und 40 bei P-Tieren. b) bei 4 $\mu W/cm^2$ Weißlicht; gemittelt aus 36 Perioden bei N-Tieren, 42 bei P-Tieren und 15 bei L-Tieren. c) bei 30 $\mu W/cm^2$ Weißlicht; gemittelt aus 41 Perioden bei N-Tieren, 38 bei P-Tieren und 18 bei L-Tieren.

Legende zu Abb.11a,b,c (S. 55):
a) Mittlere Periodenlängen von N-Tieren im Weiß-Dauerlicht als Funktion der Bestrahlungsstärke. b) Mittleres tägliches α/ρ-Verhältnis von N-Tieren im 12:12 Std.LD-Weißlicht-Tag. c) Mittlere tägliche lokomotorische Aktivität von N-Tieren im 12:12 Std.LD-Weißlicht-Tag.

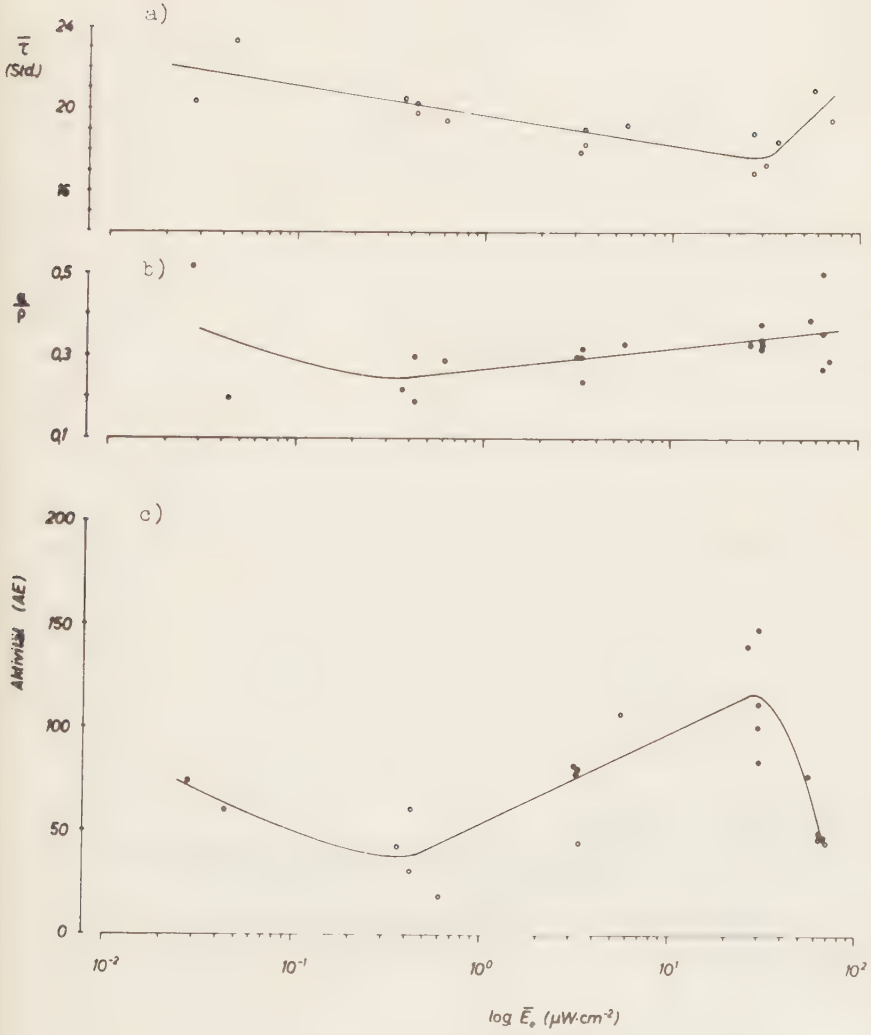

Abb.11a,b,c: Legende s.S. 54.

Legende zu Abb.12a,b,c (S. 57):
a) Mittlere Periodenlängen von P-Tieren im Weiß-Dauerlicht.
b) Mittleres tägliches α/ρ-Verhältnis von P-Tieren im 12:12 Std.LD-Weißlicht-Tag. c) Mittlere tägliche lokomotorische Aktivität von P-Tieren im 12:12 Std.LD-Weißlicht-Tag.

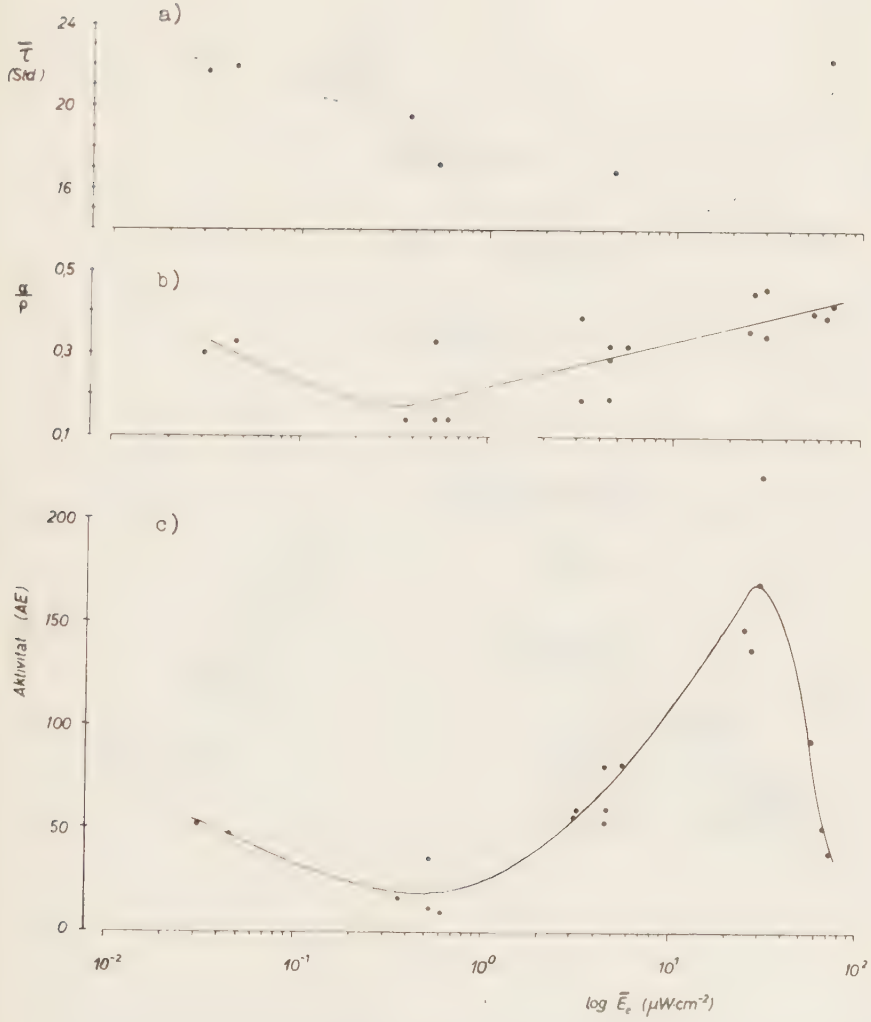

Abb.12a,b,c: Legende s.S. 56.

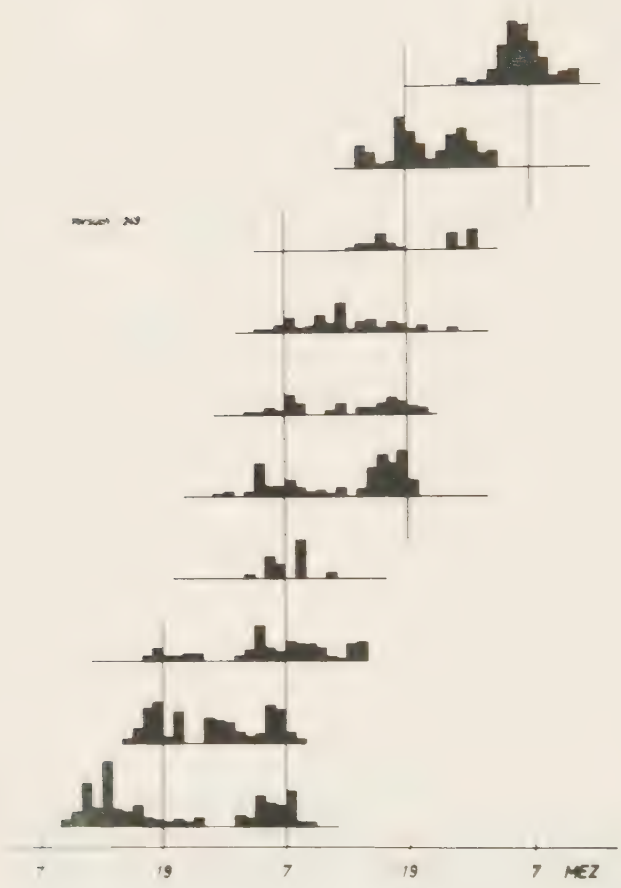

Abb.13: Aktogramm eines N-Tieres unter Dauerbedingungen bei 0,4 $\mu W/cm^2$ Weißlicht während 9 Tagen. Mittlere Periodenlänge 20,4 Std.

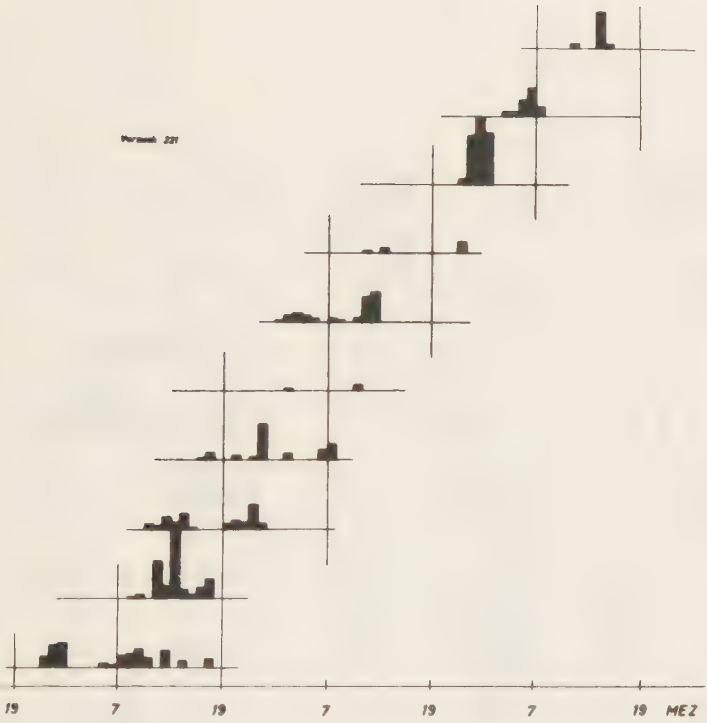

Abb.14: Aktogramm eines N-Tieres unter Dauerbedingungen bei 3,2 $\mu W/cm^2$ Weißlicht während 8 Tagen. Mittlere Perioden=länge 17,8 Std.

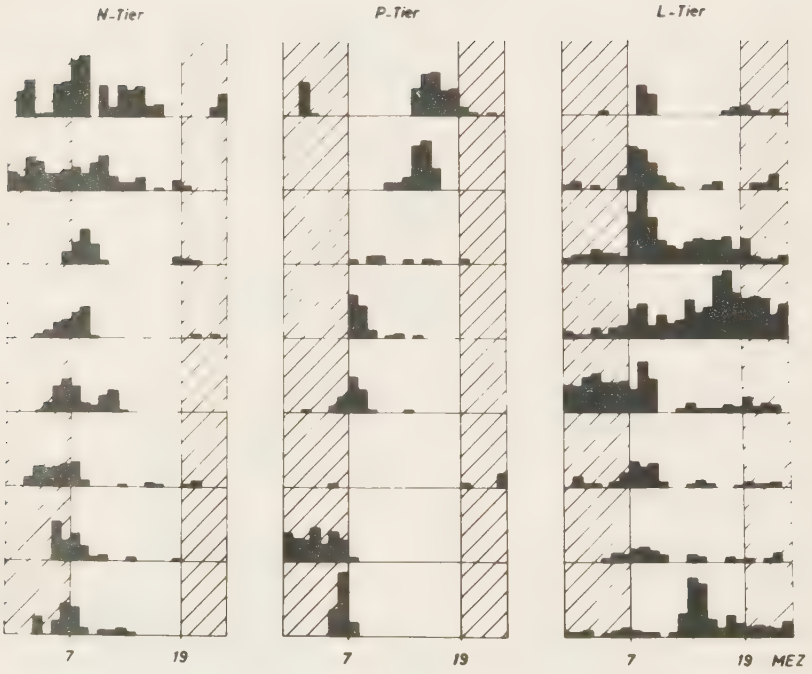

Abb.15: Aktogramme des 4. bis 11. Versuchstages von Blind=schleichen im 12:12 Std.LD-Tag bei 7 $\mu W/cm^2$ Violettlicht.

Abb.16: Lokomotorische Aktivität in 12:12 Std.LD-Tagen bei 7 $\mu W/cm^2$ Violettlicht. 8 N-Tiere (——) und 8 P-Tiere (----).

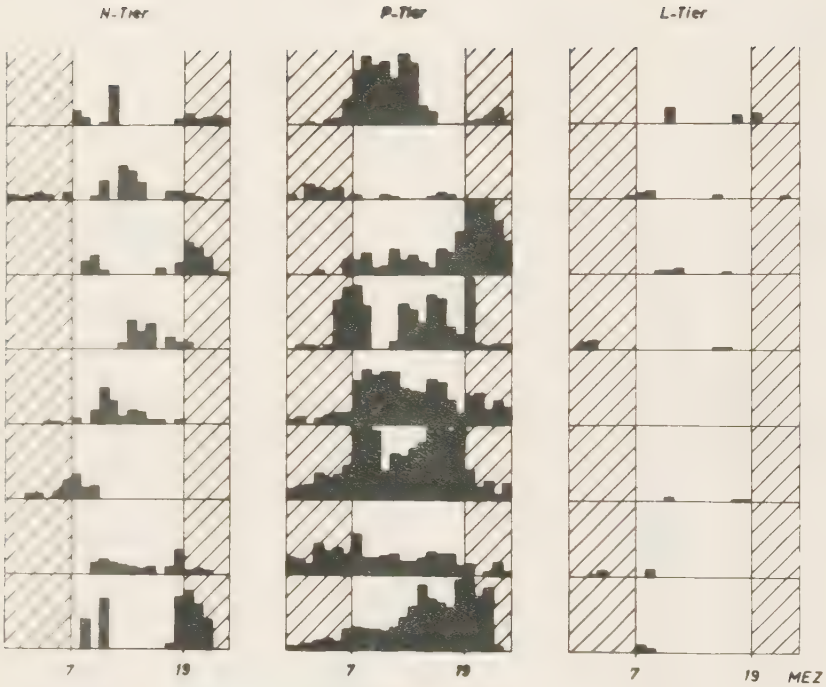

Abb.17: Aktogramme des 5. bis 12. Versuchstages von Blindschleichen im 12:12 Std.LD-Tag bei 0,8 $\mu W/cm^2$ Grünlicht.

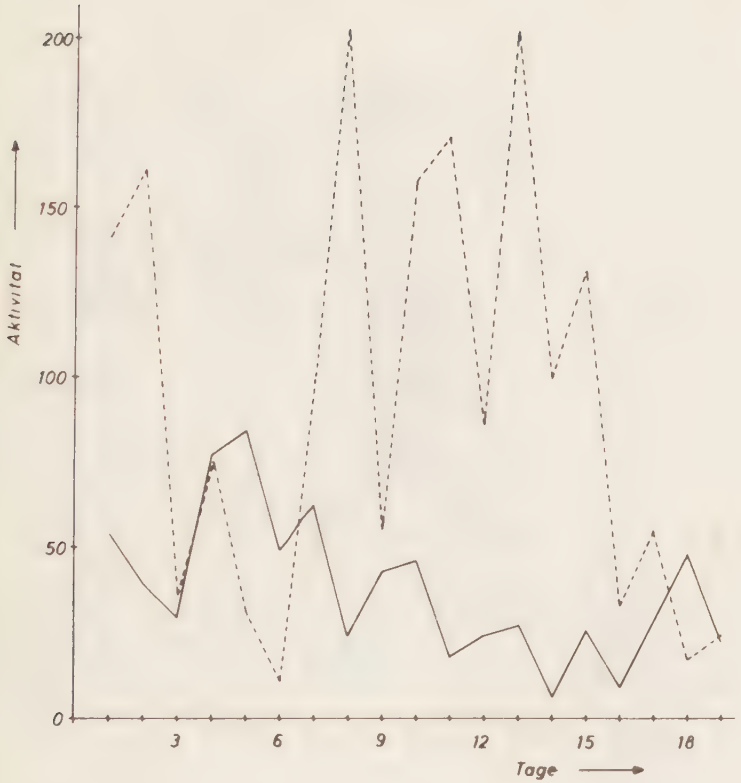

Abb.18: Lokomotorische Aktivität in 12:12 Std.LD-Tagen 0,8 $\mu W/cm^2$ Grünlicht. 5 N-Tiere (——) und 6 P-Tiere (----).

Abb.19: Aktogramm eines N-Tieres im 12:12 Std.LD-Tag bei 0,8 $\mu W/cm^2$ Rotlicht während 10 Tagen. Mittlere Perioden-länge 19,2 Std.

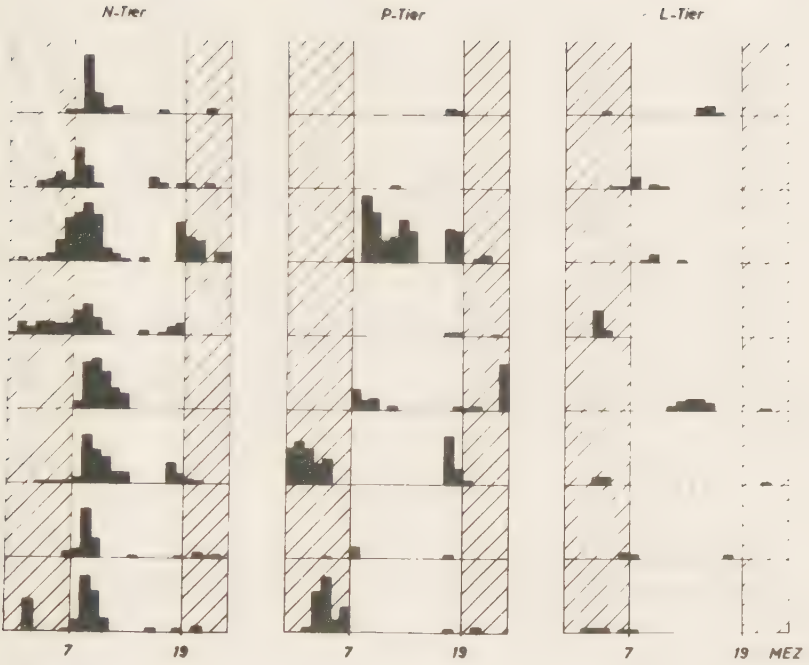

Abb.20: Aktogramme des 3. bis 11. Versuchstages von Blindschleichen im 12:12 Std.LD-Tag bei ca 240 $\mu W/cm^2$ einer kombinierten Rot- und Infrarotstrahlung.

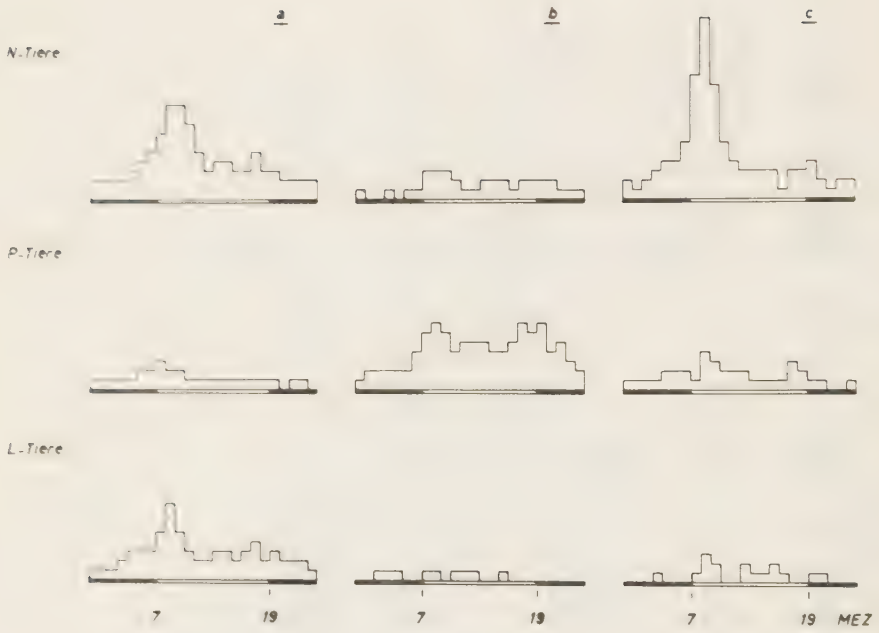

Abb. 21a,b,c: Aktivitätsmuster der Tagesperiodik im 12:12 Std.LD-Tag. a) Im Violettlicht von 7 $\mu W/cm^2$; gemittelt aus 57 Perioden bei N-Tieren, 68 bei P-Tieren und 35 bei L-Tieren. b) Im Grünlicht von 0,8 $\mu W/cm^2$; gemittelt aus 58 Perioden bei N-Tieren, 65 bei P-Tieren und 28 bei L-Tieren. c) Im Rot-Infrarotlicht von ca 240 $\mu W/cm^2$; gemittelt aus 31 Perioden bei N-Tieren, 26 bei P-Tieren und 19 bei L-Tieren.

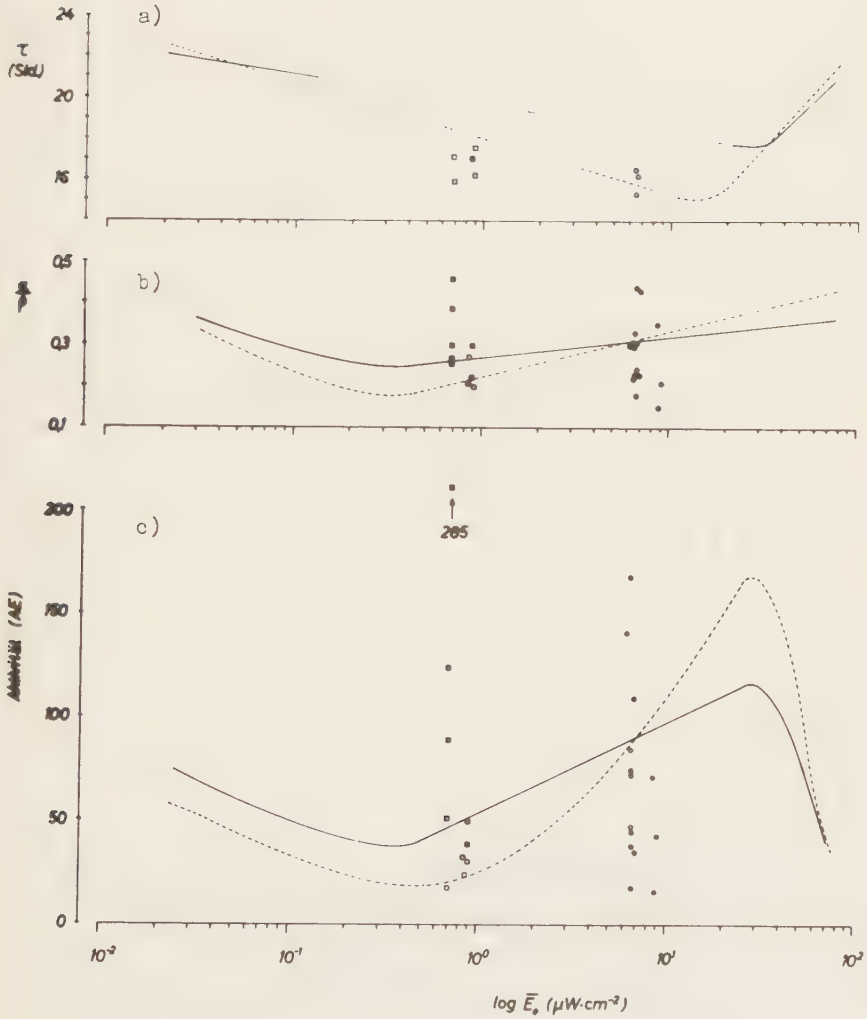

Abb.22a,b,c: Legende s.S. 68.

Legende zu Abb.22a,b,c (S. 67):
Vergleich der Befunde im Weißlicht (Abb.11 und 12) mit denen der Farblichtversuche. N-Tiere (——) und P-Tiere (-----) im Weißlicht; N-Tiere (□) und P-Tiere (■) im Grünlicht sowie N-Tiere (○) und P-Tiere (●) im Violettlicht.
a) Mittlere Periodenlänge unter Dauerbedingungen. Die für N-Tiere im Grünlicht eingezeichneten Periodenlängen sind mit dem Faktor 0,5 multipliziert. b) Mittleres tägliches α/ρ-Verhältnis im 12:12 Std.LD-Tag. c) Mittlere tügliche lokomotorische Aktivität.

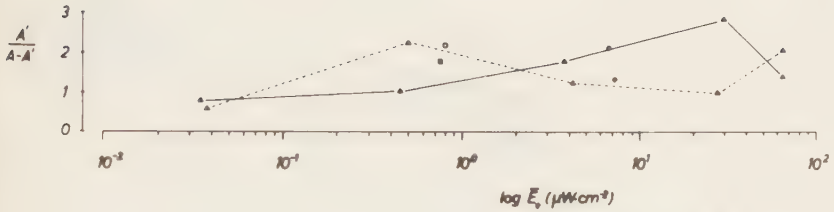

Abb.23: Mittleres tägliches Verhältnis der Hell- zur Dunkelaktivität in Abhängigkeit vom Log. der Bestrahlungs= stärke im 12:12 Std.LD-Tag. N-Tiere (△—△) und P-Tiere (▲---▲) im Weißlicht. Zum Vergleich sind die Mittelwerte für N-Tiere (□) und P-Tiere (■) im Grünlicht bzw. für N-Tiere (○) und P-Tiere (●) im Violettlicht unter den entsprechenden Bestrahlungsstärken angegeben.

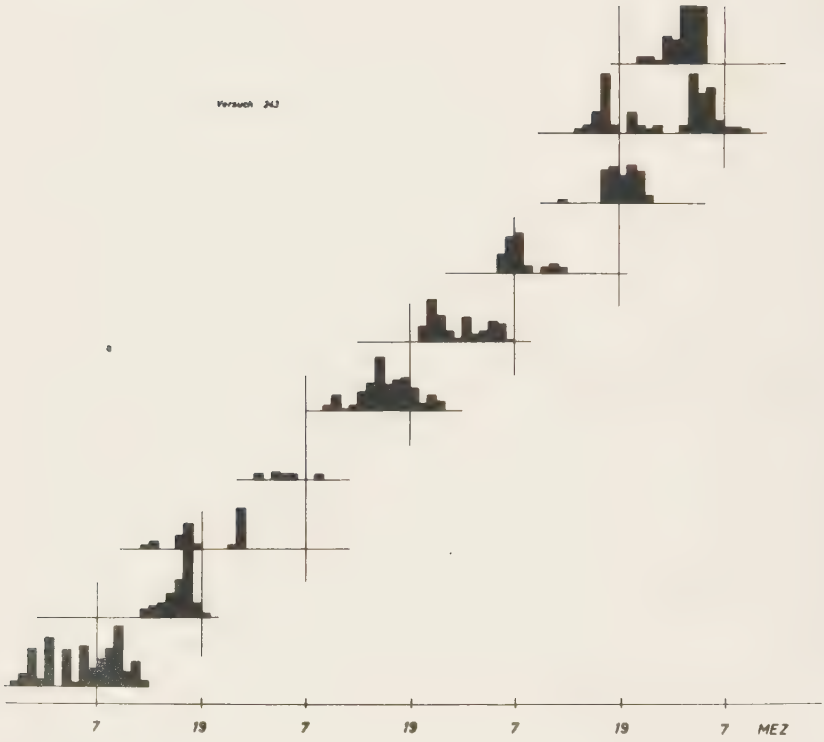

Abb.24: Aktogramm eines N-Tieres unter Dauerbedingungen bei 6,6 $\mu W/cm^2$ Violettlicht während 7 Tagen. Mittlere Perioden=länge 15,3 Std.

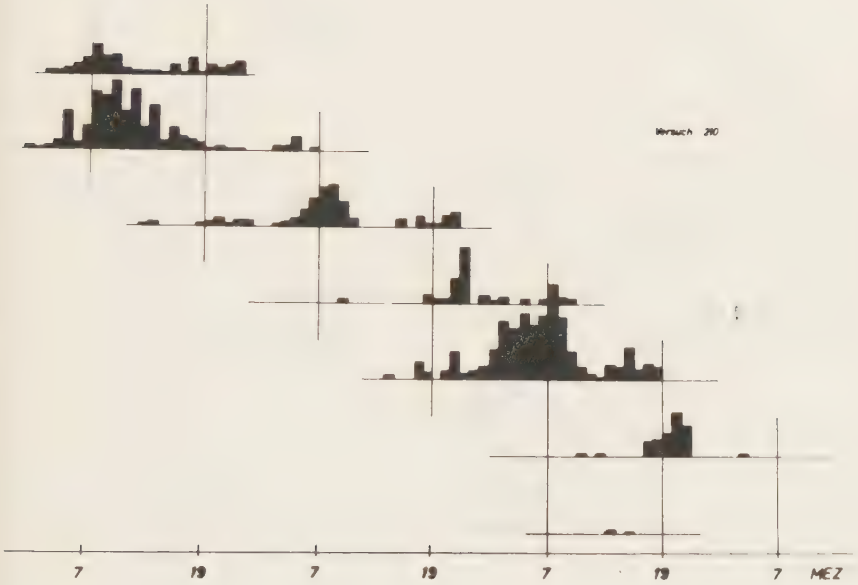

Abb.25: Aktogramm eines N-Tieres unter Dauerbedingungen bei 0,9 $\mu W/cm^2$ Grünlicht während 9 Tagen. Mittlere Periodenlänge 34,9 Std.

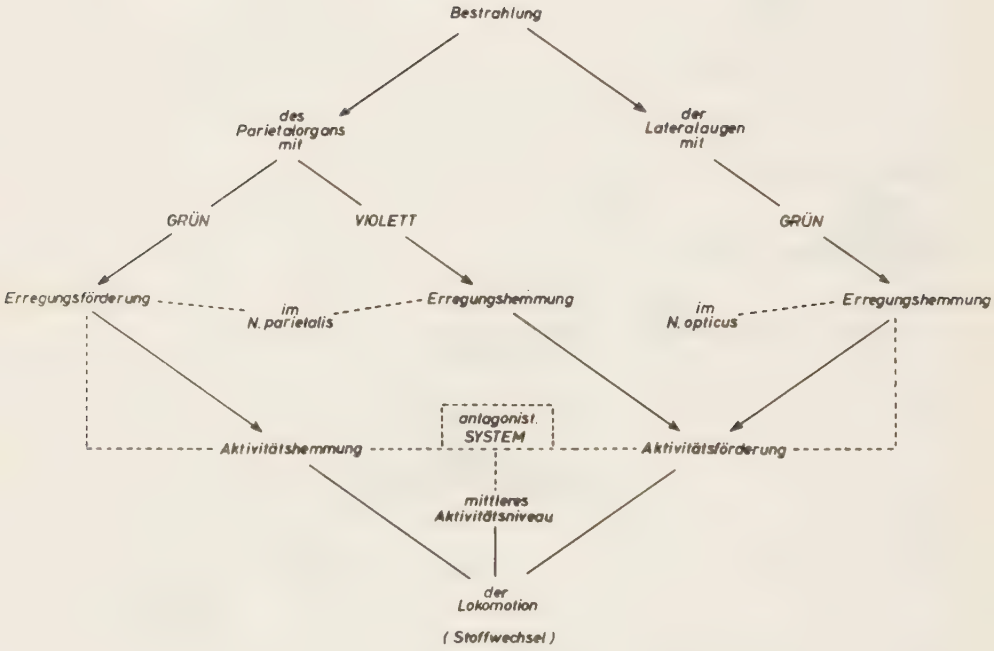

Abb.26: Reaktionsschema der Bestrahlung von Parietalorgan und Lateralaugen auf die lokomotorische Aktivität. Die Erregungshemmung im Nervus opticus ist willkürlich angenommen.

Lebenslauf

Personalien:

Geboren am 29.4.1936 in Berlin als Sohn des Bankkaufmannes Alfred Palenschat und seiner Ehefrau Elli geb. Junger.

Staatsangehörigkeit:

Deutsch

Religionsbekenntnis:

Evangelisch

Schulbildung:

1942 - 1943 Volksschule in Berlin N 65,
1944 - 1945 Dorfschule in Oppelhain/Niederlausitz,
1945 - 1946 Volksschulen in Berlin-Karow und Berlin N 65,
1946 - 1955 Lessing-Gymnasium in Berlin N 65,
März 1955 Abitur.

Hochschulbildung:

SS. 1955 - SS. 1959 Studium an der mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Freien Universität Berlin.
WS. 1959/60 Immatrikulation an der mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Georg-August-Universität Göttingen. Studienfächer: Zoologie, Botanik, Chemie, Physik, Mathematik und Psychologie.

Göttingen, den 15.1.1964

Dieter Palenschat

BAMBERGER FOTODRUCK · Rudolf Rodenbusch